SPIXIANA	6	3	251–279	München, 1. November 1983	ISSN 0341-8391

Zur Vergesellschaftung der Gamasidenarten Poecilochirus carabi G. u. R. Canestrini 1882 (= P. necrophori Vitzthum 1930), P. austroasiaticus Vitzthum 1930 und P. subterraneus Müller 1859 mit Aaskäfern aus der Familie der Silphidae

Von **Werner Korn**

Natur-Museum Coburg

Abstract

On the Association between the Gamasid Mites, *Poecilochirus carabi* G. u. R. Canestrini 1882 (= *P. necrophori* Vitzthum 1930), *P. austroasiaticus* Vitzthum 1930, and *P. subterraneus* Müller 1859 and Carrion Beetles (Silphidae).

The association between three Acarina-species of the genus *Poecilochirus* and the Silphidae *Oeceoptoma thoracica* and *Nicrophorus* has been investigated by field studies and labratory experiments.

The type of these associations is first analysed. *P. austroasiaticus* and *O. thoracica* are connected by mere phoresis. Between *P. carabi* and the genus *Nicrophorus* there exists phoresis alternating with a combination of phoresis and synoeky. *P. subterraneus* prefers *N. humator* and *N. investigator* as carriers to *N. vespillo* and *N. vespilloides*. The association may be characterized as phoresis obligately followed by synoeky.

Species preservation of the mites depends upon the deutonymphs being carried from carrion to carrion by the adult carrier hosts. Successful reproduction of *P. austroasiaticus* and *P. carabi* shows no further dependence to the carriers. No real dependence of the reproduction of *Nicrophorus* in vivo on the presence of *P. carabi* (cp. Springett 1968) was found. In comparison the successful reproduction of *P. subterraneus* presumes coincidence with the breeding of *Nicrophorus*. Thus only the reproducion of *P. subterraneus* is restricted to the cryptae of Sexton Beetles.

A special association behaviour only occurs in the deutonymphs. It consists of a phoretic behaviour co-operating with an intraspecific crowding behaviour (social attraction!).

The phoretic behaviour of the deutonymphs has been analyzed. The readiness for phoretic action grows to full strength within the first day of this larval stage. After a phase of maturation phoretic behaviour disappears gradually the more a deutonymph gets ready to moult.

Field observations and interspecific preference experiments prove *O. thoracica* to be the main carrier host and *Thanatophilus* as well as *Nicrophorus* to be auxiliary carriers for *P. austroasiaticus*. *P. carabi* chooses all species of *Nicrophorus* as main carriers and *O. thoracica* as well as certain *Carabus* species as auxiliary carriers. *P. subterraneus* preferes *N. humator* and *N. investigator* as main carriers of a higher degree ("first-class main carrier") to *N. vespillo* and *N. vespilloides* ("second-class main carrier"). *Geotrupes* and *O. thoracica* are auxiliary carrying hosts to this species.

The species-typical attractive force of the main carrier hosts shows long-time changes that are true to developmental stage or degree, and short-time changes that depend on the carrier's activity. Attractive force also will be reduced by an excessive number of mounted mites.

When mounting the carrying beetle deutonymphs exhibit a site preference.

There are two key stimuli to set the phoretic action pattern in motion:

1. Vibrational stimuli (S I) of potential carriers, and
2. olfactory stimulus (S II) of an actual carrier host.

The IRM of S I works to some extent inexact, the IRM of S II needs a comparatively specific signal stimulus.

I. Einleitung

Ein Kennzeichen der drei von mir untersuchten *Poecilochirus*-Arten ist ihre Vergesellschaftung mit aasbesuchenden, carnivor-nekrophagen Käfern. Besonders eng sind die Beziehungen zu Aaskäfern aus der Familie der Silphidae, und zwar zu den Gattungen *Oeceoptoma* und *Nicrophorus.* Theoretisch eröffnen sich dabei drei Möglichkeiten:

1. Parasitismus, d. h. die Milben könnten ihren "Partner" direkt (Körperkontakt) oder indirekt (Kommensalismus) schädigen.
2. Symbiose, d. h. Milben und Aaskäfer könnten einander von gegenseitigem Nutzen sein während ihres Zusammenlebens.
3. Karpose, d. h. die Milben könnten als einzige Nutzen aus der Vergesellschaftung ziehen, ohne ihrem Partner irgendeinen feststellbaren Schaden zuzufügen.

II. Material und Methoden

II. 1. Auffinden von Milben und Trägerkäfern

Die Deutonymphen der *Poecilochirus*-Arten wurden zusammen mit ihren Trägern (carnivor-nekrophage Silphidae) an Aasfallen im Gebiet des Forstamtes Neustadt/Coburg (Oberfranken, Bayern) gefangen (s. KORN 1981, 1982 a).

II. 2. Kontrolle der Aasfallen

Um Einblick in den Lebenszyklus der Milben und ihrer Tragwirte unter natürlichen Verhältnissen zu erhalten, war es notwendig, über einige Jahre (1976, 1977, 1978) hinweg im gleichen Untersuchungsgebiet Aasfallen anzulegen, diese während der Flugzeit der Trägerkäfer (April bis Oktober) regelmäßig zu kontrollieren und einen Teil der gefundenen Käfer mit ihren aufsitzenden Milben für Laborbeobachtungen zu entnehmen. Die Kontrolle erfolgte ein- bis dreimal in der Woche, wobei ich mich nach dem jeweiligen ,,Käferangebot" richtete.

II. 3. Laboruntersuchungen an lebenden Tieren

An den entnommenen Trägern wurde der Grad der Besetzung mit *Poecilochirus*-Deutonymphen (Besetzungszahlen) festgestellt. Wichtig in diesem Zusammenhang ist, daß ich ein- und dieselbe Falle für diesen Zweck nur solange verwendete, wie an ihr keine Reproduktion einer *Poecilochirus*-Art stattfand.

Besonderen Aufwand erforderten die Untersuchungen zur gemeinsamen Reproduktion von Käfern und Milben. Die entsprechenden Bedingungen werden vor allem vom Fortpflanzungsverhalten des Trägerkäfers bestimmt. Für *Oeceoptoma thoracica/P. austroasiaticus* ergeben sich dabei keine größeren Probleme. Für die Gemeinschaft *Nicrophorus/P. carabi* bzw. *Nicrophorus/P. subterraneus* richtete ich mich nach den Methoden von PUKOWSKI (1933). Zur Zucht von Totengräberarten verwendete ich desweiteren große mit Erde gefüllte Gefäße (Substrathöhe um 15 cm) und einen Außenkäfig (Breite: 45 cm, Länge: 90 cm, Höhe: 60 cm) mit verglasten Seitenwänden, abgedeckt durch einen Maschendrahtrahmen und bis auf eine Höhe von 25 cm gefüllt mit einem Blumenerde-Sand-Gemisch, das mit Moospolstern bedeckt und von höheren Pflanzen durchwurzelt war.

III. Befunde

III. 1. Zur Biologie der Tragwirte

An dieser Stelle möchte ich auf die Arbeiten von HEYMONS und VON LENGERKEN (1930/31) sowie PUKOWSKI (1933) und auf meine ergänzenden Beobachtungen (KORN 1981) verweisen.

Zum Verständnis der Regelung des Zusammenlebens von Milben und Käfern sind in diesem Zusammenhang vor allem folgende Gesichtspunkte maßgeblich:

1. *Oeceoptoma thoracica:* Die ablagereifen Weibchen des Käfers verteilen ihre Eier i. d. R. auf mehrere bevorzugt größere Äser, die nicht vergraben werden. Quantität und Qualität der einzelnen Nahrungsquellen entscheiden darüber, mit wie vielen ♀♀ der eigenen Art ein Kadaver geteilt werden muß (keine intraspezifische Aggression bei der Eiablage), und wie viele Reproduktionsäser insgesamt aufgesucht werden müssen. Am selben Kadaver treffen oft alle Entwicklungsstadien von Elterkäfern bis zu den Larven III aufeinander. Jungkäfer kommen so gut wie nie mit ihren eigenen Eltern zusammen und sehr selten mit fremden Altkäfern.
2. *Nicrophorus:* Kadaver können den erwachsenen Tieren der *Nicrophorus*-Arten entweder als Freßaas (Reifefraß, Kadavergröße beliebig) oder als Reproduktionsaas (kleinere Kadaver ≙ „vergrabbare" Größe, Brutpflege) dienen. Hinsichtlich des jährlichen Entwicklungszykluses kann man in Europa zwei Artengruppen bei *Nicrophorus* unterscheiden. Bei der einen Gruppe (im Untersuchungsgebiet: *N. investigator)* tauchen die Jungkäfer im Sommer auf, pflanzen sich nach erfolgreichem Reifefraß fort, und es überwintern die Präpupae (pro Jahr eine Reproduktionsrunde, eine neue Generation). Die Jungkäfer der zweiten Artengruppe (im Untersuchungsgebiet: *N. humator, N. vespillo, N. vespilloides)* erscheinen im Frühjahr, reproduzieren nach ihrem Reifefraß, und die neue Generation entwickelt sich bis zu den erwachsenen Tieren, die noch im gleichen Jahr aus der Erde kommen. Geschieht letzteres früh genug, und sind anschließend die Umweltbedingungen (z. B. Nahrungsangebot, Wetter) günstig, so pflanzen sich Angehörige dieser 1. neuen Generation noch im laufenden Jahr erneut fort und auch die 2. neue Generation entwickelt sich im Herbst zu den Adulti, so daß die Vertreter der zweiten Artengruppe auf jeden Fall als Jungkäfer (der 1. oder 2. neuen Generation) überwintern (pro Jahr ein bis zwei Reproduktionsrunden).

Bei der „*investigator*"-Gruppe treffen an Freßäsern nur Käfer der gleichen Generation aufeinander, wobei aber die einen beim Reifefraß sein können, während die anderen ihre Brutpflege schon hinter sich haben. Dagegen kommen bei der „*humator*"-Gruppe im Extrem (v. a. bei *N. humator)* am selben Freßkadaver zusammen:

a) Käfer des Vorjahres zu Beginn ihres Reifefraßes,
b) Käfer des Vorjahres, die ihre Reproduktion beendet haben und
d) Jungkäfer des laufenden Jahres, die soeben aufgetaucht sind.

Desweiteren ergeben sich an Freßkadavern alle denkbaren interspezifischen Kontakte innerhalb der Gattung *Nicrophorus,* die unter Berücksichtigung der unterschiedlichen ökologischen Einnischungen der Arten möglich sind.

III. 2. Analyse der Vergesellschaftungsform

III. 2.1 Einleitung

In Anlehnung an die Beobachtungen NEUMANN's (1943), der die Wechselbeziehungen zwischen *Poecilochirus* und *Nicrophorus* mit den Begriffen „Symphorismus" und „Paraphagie" charakterisierte, sah man die heterospezifische Gemeinschaft meist als ein Beispiel für die Karposeform der Phoresie. Hierbei bedienen sich die alleinigen Nutznießer, die Milbendeutonymphen (Transportstadium), als kleine, wenig agile carnivor-nekrophage Tiere ihrer mobilen (geflügelten!) carnivor-nekrophagen Träger zum Transport von Kadaver zu Kadaver. Auf diese Weise sichern sie die Erhaltung ihrer Art, obwohl das für sie lebensnotwendige Biochorion „Aas" ephemer, örtlich begrenzt und im Raum isoliert ist, und daher sehr häufig beträchtliche Entfernungen überwunden werden müssen.

SPRINGETT (1968) brachte dann Begriffe wie „wechselseitige Abhängigkeit" („interdependence") und „gegenseitiger Nutzen" (→ Symbiose) ins Gespräch. Er stellte als erster heraus, daß die Beziehungen von *Nicrophorus* und *P. carabi* komplexer sind, als bis dahin angenommen (gemeinsame Reproduktion in der Käfercrypta, Wechselbeziehungen zwischen Trägerlarvenstadien und Deutonymphen).

Leider überschätzte er aber den wechselseitigen Nutzeffekt und erst recht die gegenseitige Abhängigkeit. Das liegt wohl in der Hauptsache an zu wenig Freilandbeobachtungen, an der Nichtberück-

sichtigung wesentlicher Gesichtspunkte im Lebenszyklus der Milbe (käferunabhängige Freßaasreproduktion) und daran, daß ein entscheidendes Versuchspaar von ihm zur Konkurrenzsituation *Calliphora*-Nachkommenschaft/*Nicrophorus* und *P. carabi* zu ungewöhnlichen Resultaten führt, die sich bei mir in zahlreichen entsprechenden Versuchen über Jahre hinweg nicht einstellten und auch Freilanderfahrungen zuwiderlaufen.

SPRINGETT: Gibt er 100 *Calliphora*-Eier mit 30 Deutonymphen-*P. carabi* zusammen an einen Kadaver („eviscerated wood mouse", *Apodemus sylvaticus* L.), entwickeln sich beide nicht weiter (??). Ersetzt er die *Calliphora*-Eier durch ebenso viele Larven, entwickeln sich die Schmeißfliegen, nicht aber die Milben. Gibt er in beiden Fällen noch ein *Nicrophorus*pärchen hinzu, reproduzieren Milben und Käfer mit Erfolg, während eine Weiterentwicklung von *Calliphora* ausbleibt.

Unbegreiflich sind im übrigen auch folgende Beobachtungen/Mutmaßungen(?) SPRINGETT's:

a) Larven-*P. carabi* leben von Exkreten oder oral abgegebenen Sekreten des Käfers (vgl. KORN 1982a, b) und
b) Larven-*P. carabi* werden von *Nicrophorus* olfaktorisch angezogen („.... attracted to the smell of *Necrophorus*").

III. 2.2 Vermehrung der *Poecilochirus*-Arten im Freiland und im Labor

Um aufzuzeigen inwieweit eine erfolgreiche Vermehrung der *Poecilochirus*-Species von ihren Tragwirten abhängt, ist es erforderlich, dazu im Freiland und im Labor Untersuchungen anzustellen, die das Fortpflanzungsgeschehen festhalten 1. in Abwesenheit von Silphiden, 2. in Anwesenheit sich nicht fortpflanzender Silphiden und 3. bei gemeinsamer Reproduktion von Trägern und Aufsitzern am selben Kadaver.

III. 2.2.1 *P. subterraneus*

Diese Art zeigt eine deutliche Abhängigkeit ihres Fortpflanzungserfolges vom Verhalten des Trägers *Nicrophorus*. Außer allen Totengräberarten besetzen die Deutonymphen-*P. subterraneus* im Freiland und im Labor auch *Geotrupes* und *Oceoptoma thoracica*. Allerdings sind diese Assoziationen mit Käfern, die nicht zum Genus *Nicrophorus* gehören, recht locker, und erwartungsgemäß haben Ab- und Anwesenheit sowie die Fortpflanzung dieser „Ersatzträger" keinen (positiven) Einfluß auf den Vermehrungserfolg von *P. subterraneus*.

Deutonymphen-*P. subterraneus* besteigen auch die Deutonymphen (und Adulti) der beiden anderen hier untersuchten *Poecilochirus*-Arten. Indes auch diese „Tragtiere" sind für die Entwicklung von *P. subterraneus* bedeutungslos.

Obwohl die Deutonymphen-*P. subterraneus* im Labor (Wahlversuche!) und im Freiland (Besetzungszahlen!) deutliche Unterschiede in der Wertschätzung der einzelnen *Nicrophorus*-Species als Träger zeigen (*N. humator* und *N. investigator* werden gegenüber *N. vespillo* und *N. vespilloides* bevorzugt), spiegeln sich darin nur die Unterschiede in der ökologischen Einnischung zwischen den beiden *Nicrophorus*-Aufsitzern *P. carabi* und *P. subterraneus* wider. Für den Erfolg der Milbenvermehrung ist die Artzugehörigkeit eines Totengräbers ohne Bedeutung.

Von ihrem Träger isolierte Deutonymphen-*P. subterraneus* entwickeln sich an Aas oder Frischfleisch lediglich zu den Adulti (♂♂ zeitlich zuerst, vgl. KORN 1982b). Obgleich die Männchen äußerlich intakte Prospermien besitzen und gegenüber den Weibchen das gattungstypische Paarungsverhalten (KORN 1982c) zeigen, treten niemals Nachkommen auf. Das gleiche Ergebnis stellt sich ein, wenn man *P. subterraneus* und *Nicrophorus* am selben Kadaver hält, die Käfer sich aber nicht fortpflanzen.

Damit im Einklang findet im Freiland an den Freßäsern der Totengräber, die abwechselnd frei von Aaskäfern und dann wieder mit verschiedenen Silphiden besetzt sind, nie eine Vermehrung von *P. subterraneus* statt. An diesen Kadavern sieht man auch keine Adulti der Milbe, ja nicht einmal trägerunabhängige (häutungsbereite, vgl. KORN 1982b) Deutonymphen. Das Transportstadium von *P. subterraneus* ist am Freßaas i. d. R. nur auf *Nicrophorus*-Adulti anzutreffen, wo es an der Bauchseite und/oder unter den Flügeln sitzt. Allerdings sind diese Deutonymphen nicht alle gleich weit entwickelt, die diesbezügliche Spanne reicht von „voll-phoretisch" bis zu „häutungsreif" (KORN 1982b).

Die Erklärung hierfür liegt in der Teilnahme eines Teils der Deutonymphen am Reifefraß des Trägers (Kommensalismus):

Die Freßbewegungen des Käfers alarmieren nämlich die ventralseits sitzenden Deutonymphen-*P. subterraneus*, nie aber die unter seinen Flügeln. Aber auch nur ein Teil der ,,aufmerksam" gewordenen Tiere nimmt an der Mahlzeit des Trägers teil. Sie fressen dabei recht vorsichtig und kaum im Bereich seiner Mundwerkzeuge. Oft hängen sie zur Nahrungsaufnahme von der thorakalen Bauchseite des Käfers herunter, den Halt bewerkstelligen die Pulvillen der Laufbeine IV, oder sie laufen an seinen Beinen herab direkt auf den Kadaver, wobei sie aber noch über ein Hinterbein mit ihm Kontakt haben. Auch von der Außenfläche seines Labiums aus gelangen welche mit ihrem Gnathosoma ans Aas. Völlig vom Käfer trennen sich nur schon häutungsreife Deutonymphen, verbleiben allerdings innerhalb seines ,,Duftbereiches". Die Milben fressen an den und auch außerhalb der Fraßstellen von *Nicrophorus.*

Hört der Träger, warum auch immer, mit der Nahrungsaufnahme auf, registrieren dies die Deutonymphen-*P. subterraneus* und laufen alle zu ihren ursprünglichen Sitzplätzen zurück, bereit mit ihm weiterzuziehen.

Da nur ein kleiner Teil der Milben überhaupt mit ihm mitfrißt, und das einzelne Tier dies auch nur kurze Zeitintervalle lang tut, reicht die Zeit, welche der Reifefraß des Käfers im Freiland in Anspruch nimmt, nicht aus, um Deutonymphen-*P. subterraneus* vorzeitig, d. h. bevor der Totengräber seine Crypta anlegt, häutungsbereit werden zu lassen.

Die oben bereits angesprochene Beziehung zwischen den Deutonymphen-*P. subterraneus* und denen von *P. carabi* bzw. *P. austroasiaticus* schwindet auch in Gegenwart von *Nicrophorus* bzw. *O. thoracica* nicht völlig. Ist beispielsweise ein Totengräber sehr stark mit *P. carabi* und *P. subterraneus* besetzt, dann sitzt nötigenfalls ein kleiner Teil der Deutonymphen-*P. subterraneus* auf denen von *P. carabi.* Diese Assoziation verfügt über eine gewisse Stabilität, denn schüttelt man solche bestiegene Tiere von ihrem Träger herab, oder verlassen sie ihn freiwillig, können sie ihre kleinen ,,Aufreiter" mitnehmen.

Die Freßäser der Käfer mit all ihren Gegebenheiten spielen also für die Vergesellschaftung mit *P. subterraneus* so gut wie keine Rolle, da keine Freßaasvermehrung dieser Milbenart beobachtet werden kann. Ein Wechsel von Deutonymphen zwischen Trägern am Freßaas geschieht bestenfalls, wenn stark besetzte Altkäfer kurz vor oder nach ihrem Tod ihre Deutonymphen-*P. subterraneus* an den Kadaver entlassen, wo diese dann auf einen neuen Träger warten. Der Wechsel erfolgt stets nur direkt, d. h. dieselbe Deutonymphengeneration geht vom alten auf den neuen Träger über. Wäre dies ein wichtiger und häufiger Vorgang, müßte man im Freiland in der zweiten Hälfte der Flugperiode der Totengräber viel öfters auch *N. vespillo* und *N. vespilloides* mit zahlreichen Deutonymphen-*P. subterraneus* finden, denn die etwas geringere Trägerattraktivität spielt in dieser Notlage keine Rolle mehr. Im Untersuchungsgebiet trifft v. a. *N. vespilloides* in starkem Maße an Freßäsern mit Altkäfern von *N. investigator* zusammen.

Lediglich die durch Brutpflege gekennzeichnete Fortpflanzung von *Nicrophorus* ist immer in der Lage, zur gleichen Zeit und am selben Kadaver auch *P. subterraneus* sich mit Erfolg entwickeln zu lassen. Derzeit kann ich nicht sagen, welche Gründe für diese offensichtlich enge Abhängigkeit der Milbenvermehrung von der Entwicklung eines Hauptträgers verantwortlich sind.

Bei *N. humator* und *N. investigator* kommt es in der Crypta i. d. R. zu gemischten Populationen von *P. carabi* und *P. subterraneus,* aber auch Ausnahmen davon sind im Freiland zu beobachten (nur *P. subterraneus* oder nur *P. carabi*). Dagegen sind bei *N. vespillo* und *N. vespilloides* im Freiland im allgemeinen keine oder zu wenig Deutonymphen-*P. subterraneus* auf den Eltertieren, so daß lediglich eine Cryptaasreproduktion von *P. carabi* auftritt. In Ausnahmefällen gibt es bei *N. vespilloides* auch in vivo eine gemeinsame Vermehrung von *P. carabi, P. subterraneus* und Käfer.

Ob interspezifische Beziehungen, besondere im Verhalten der Milbe (abhängiger Partner) verankerte Kontakte zwischen Adulti und/oder Larven sowie Protonymphen von *P. subterraneus* zu dem *Nicrophorus*-Weibchen und/oder seinen Larven bestehen, vermag ich derzeit nicht zu sagen.

Die in der Crypta entstandene neue Deutonymphengeneration (-generationen?) besetzt sowohl das brutpflegende Käferweibchen als auch dessen Nachkommen (Larven III, Praenymphen). *P. subterraneus*-Deutonymphen bevorzugen offensichtlich die Altkäfer gegenüber den Larven, denn nach der

Brutpflege verlassen stark mit Milben besetzte *Nicrophorus*-♀♀ (30–100 und mehr DD-*P. subterraneus)* die Cryptae, während die Praenymphen deutlich weniger Deutonymphen (3–30) mit in ihre Puppenwiegen nehmen. Dabei überwiegen Besetzungszahlen von 3 bis 10, es kommen aber auch *P. subterraneus*-freie Praepupae von *N. humator* und *N. investigator* vor. Es hängt dies ab von der Nachkommenzahl der Milbe und davon, wieviele der neuen Deutonymphen auf dem Altkäfer-♀ keinen passenden Platz mehr finden.

Im Falle von *N. investigator* überwintert *P. subterraneus* mit der Praenymphe des Trägers, im Falle von *N. humator* mit den eingegrabenen Jungkäfern.

III. 2.2.2 *P. austroasiaticus*

Hält man von ihrem Hauptträger *O. thoracica* isolierte Deutonymphen-*P. austroasiaticus* an einem Kadaver, häuten sie sich nach Reifefraß zu den Adulti, diese kopulieren erfolgreich. Aus den in großer Zahl abgelegten Eiern entwickelt sich die neue Generation. Achtet man fortlaufend auf zufriedenstellende Umweltbedingungen (v. a. Luftfeuchtigkeit und Quantität wie Qualität der Nahrung), läßt sich *P. austroasiaticus* mehr oder minder problemlos über Generationen hinweg züchten.

Die Fähigkeit der Milben, mit ihren Cheliceren Körperwandungen von Kadavern zu durchbeißen, ist natürlich beschränkt. In vivo dienen ihnen diesbezüglich mikrobielle Zersetzung, Wunden der toten Tiere, die eigenen Träger und andere Aasfresser als Wegbereiter.

Die Gegenwart von Nahrungskonkurrenten jeder Art bleibt in Laborversuchen solange ohne Wirkung auf den Erfolg der Milbenvermehrung, wie diese einen Entwicklungsvorsprung besitzt bzw. wie qualitativ ausreichende Nahrung für alle da ist. Etwas anderes kann man auch nicht erwarten, denn die Freilandsituation setzt *P. austroasiaticus* während der Reproduktion an Kadavern ja jeder denkbaren Nahrungskonkurrenz anderer Aasfresser aus.

Der Träger *O. thoracica* besucht kleinere und größere Äser zum Reifefraß, wobei er unter den Flügeln und unter den Seitenteilen des großen Prothorakalschildes Deutonymphen-*P. austroasiaticus* mitbringt, die an den jeweiligen Mahlzeiten des Käfers teilnehmen (Kommensalismus):

Die rhythmischen Freßbewegungen des Trägers alarmieren vor allem die prothorakal sitzenden Deutonymphen, weitaus weniger jene unter den Flügeln. Bewegt der Käfer seine Kiefer in Abwesenheit von Nahrung, veranlaßt dies die Milben ebenfalls zu seinen Mundwerkzeugen zu eilen.

Bevorzugt fressen die Milben vom Caput des Trägers aus. Sie besetzen hierzu seine Clypealmembran und die Unterseite seines Labiums. Mit den Laufbeinen I und den Pedipalpen kontrollieren sie den Eingang zu seinem Mundvorraum auf Eßbares, ohne daß sie hierbei zu Schaden kämen. Eine Abwehrreaktion von *O. thoracica* ist nicht feststellbar. Wenn es geht, betreiben einzelne Deutonymphen regelrecht ,,Mundraub". Putzt der Käfer zwischen zwei Freßphasen seine Mundwerkzeuge, klettern welche darüber hinweg, um Abfälle zu erlangen. Desweiteren gehen Milben auch direkt an den Kadaver zur Nahrungsaufnahme. Dazu hängen sie, oft drei bis vier, vom Käferlabium herab (Halt mit Laufbeinen IV und evtl. Laufbeinen III) oder sitzen auf dem Clypeolabrum (ein bis zwei Tiere). Wer am Kopf keinen Platz mehr findet, frißt von der Ventralseite der Cervikalregion oder des Prothoraxes aus. Aber auch über die meso- und metathorakale Bauchseite sowie die Beine des Trägers erreichen manche das Aas. Hierbei wird, soweit möglich, enger Kontakt mit dem Käfer über die Laufbeine II bis IV gehalten. Während ,,vollphoretische" Deutonymphen darauf bedacht sind, den Körperkontakt zu *O. thoracica* nicht abreißen zu lassen, es sei denn, Platzmangel oder großer Hunger trieben sie dazu, verlassen häutungsreife Tiere den Träger williger, häufiger und länger. Beide Gruppen verbleiben aber im allgemeinen im Duftbereich des Käfers.

Außenreize (Vibrationen, Berührung, olfaktorische Reize) veranlassen bei entsprechender Stärke fressende Milben, zurück auf die Unterseite des Prothorakalschildes ihres Trägers zu laufen. Dieses Rückzugsverhalten wird auch ausgelöst, wenn *O. thoracica* während des Fressens einen Ortswechsel vornimmt oder die Nahrungsaufnahme einstellt, obwohl er durchaus am Aas verbleiben kann.

Beim Abfliegen von *O. thoracica* während des Reifefraßes gehen auf diese Weise vereinzelt immer einmal am Freßaas ,,voll-phoretische" Deutonymphen entgegen ihrem Instinktverhalten, ihrer inneren Stimmung, verloren. Wenn sie bei einer schnellen Aktion des Käfers (z. B. Flucht) nicht entsprechend schnell reagieren, können sie außerhalb seiner Duftzone geraten und den Anschluß an ihr Transportmittel verlieren (1. Möglichkeit, daß Deutonymphen zurückbleiben).

Während des gemeinsamen Reifefraßes werden aber Deutonymphen auch zunehmend häutungsreif, ja z. T. fast häutungsbereit bevor *O. thoracica* fortpflanzungsreif ist. In diesem Zustand lockert sich zunehmend ihre Bindung an den Träger. Bei gemeinsamen Mahlzeiten laufen sie öfter und länger von ihm herab, weiter von ihm weg und kehren immer zögernder auf ihn zurück. Wenn er sich anschickt weiterzuziehen, werden sie daher also um so leichter am Kadaver zurückgelassen. Dieses Zurückbleiben steht aber zunehmend im Einklang mit ihrem Reifezustand und ihrer inneren Stimmung und wird demzufolge auch zunehmend durch ihr eigenes Verhalten bedingt (2. häufigere Möglichkeit, daß Deutonymphen zurückbleiben).

Auf diese Weise kommt es bereits an den reinen Freßäsern von *O. thoracica* zu einer trägerunabhängigen Vermehrung der Milben. An mittelgroßen und großen Kadavern erfolgt schon bald ein fließender Übergang vom bloßen Freßaas zum Freß-/Reproduktionsaas, bis schließlich gegen Ende der Flugzeit die Kadaver dem Träger nur mehr zur Eiablage dienen. Sowie *O. thoracica* mit seiner Fortpflanzung beginnt, verweilen die Tiere i. d. R. so lange am selben Aas, daß sie alle Deutonymphen-*P. austroasiaticus*, die mit ihnen überwintert haben, ,,loswerden". Die Milben und ihre Nachkommenschaft sind jetzt, bis eine neue Deutonymphengeneration entstanden ist, bloße, wenn auch unterlegene Nahrungskonkurrenten für den Träger und dessen Brut. Der Kadaver bleibt, da *O. thoracica* ihn weder zum Reifefraß noch zur Reproduktion vergräbt, ebenso für alle anderen Aasfresser und -bewohner zugänglich. Die erwachsenen Käfer, v. a. die ablegenden ♀♀, ziehen weiter, wenn die Konkurrenz zu groß und/oder Qualität und Quantität der Nahrungsquelle unzureichend werden. In der gleichen Situation stoppt *P. austroasiaticus* seine Entwicklung auf dem Deutonymphenstadium (Dauer- und Transportphase!) ab, und die Tiere suchen sich einen neuen Träger. Dies sind in erster Linie noch flugaktive Adulti oder aber alte Larven II, Larven III und Praepupae von *O. thoracica.* Lassen die biotischen und abiotischen Bedingungen es zu, können sich am selben Kadaver durchaus mehr als eine neue Deutonymphengeneration entwickeln, letztlich kommt aber für alle einmal die Notwendigkeit der Trägersuche. Durch die Besetzung der Larvalstadien von *Oeceoptoma* vergesellschaftet sich die neue Aufsitzergeneration mit der neuen Trägergeneration (Kontinuität der Vergesellschaftung!). Wichtig hierfür ist auch, daß der Aufsitzer eine kürzere Generationszeit besitzt als der Träger. Als ausgesprochene Notlösung steigt und verbleibt *P. austroasiaticus* auch auf *Thanatophilus* (meist Adulti), *Nicrophorus* (Adulti) oder *Procrustes (Carabus) coriaceus* (,,Ersatzträger"). Die Praenymphen von *O. thoracica* nehmen ihre Deutonymphen-*P. austroasiaticus* mit in die Puppenwiegen, wo die Milben mit den Jungkäfern überwintern.

Obwohl an den Kadavern auch Adulti, Larven und Protonymphen von *P. austroasiaticus* mit Trägern zusammentreffen, sind keine besonderen Beziehungen feststellbar (Laborversuche, Freilandbeobachtungen).

Die Vermehrung von *P. austroasiaticus* ist im Prinzip stets unabhängig vom Entwicklungsgeschehen seines Hauptträgers (dieser ist oft zumindest vorübergehend abwesend). Anders als bei *P. subterraneus/Nicrophorus* tritt kein fördernder Effekt durch die Trägerreproduktion ein, sondern im Gegenteil wirkt bei gemeinsamer Vermehrung die Nahrungskonkurrenz der überlegenen Käfernachkommenschaft als ein begrenzender Faktor auf die Generationszahl der Aufsitzer.

Die Kadaver, an denen sich *P. austroasiaticus* in vivo i. d. R. entwickelt, reichen durch ihre Größe für eine ganze Reihe von Interessenten, ohne daß im allgemeinen einer den anderen dabei völlig ausschalten würde. So können sich im Freiland am selben Aas durchaus *O. thoracica, P. austroasiaticus* und *Calliphora* (vgl. Springett 1968) erfolgreich fortpflanzen.
Simuliert man all die angesprochenen Freilandsituationen und auch Teilaspekte derselben in Laborversuchen, werden die im Freien gefundenen Ergebnisse bestätigt.

III. 2.2.3 *P. carabi*

Die Zucht von *P. carabi* in Abwesenheit des Hauptträgers (Genus *Nicrophorus)* ist sogar noch etwas leichter als bei *P. austroasiaticus.* Deutonymphen-*P. carabi* zeigen sich gegenüber Umweltbedingungen (Qualität des Aases, Luftfeuchtigkeit u. a.) weniger empfindlich und wählerisch als das Dauer-

stadium von *P. austroasiaticus.* Sie stellen ihre Weiterentwicklung nicht so schnell ein, sind eher bereit sich zu Adulti zu entwickeln. Der Grund hierfür liegt u. a. sicherlich auch darin, daß ihre Entwicklungsmöglichkeiten im Freiland besser sind, weniger Gefährdungen unterliegen. Zunächst einmal stehen ihnen zwei grundsätzlich recht verschiedene Wege der Vermehrung offen. Erstens können sie sich während der Reifefraßzeit ihrer Träger und wieder nach deren Brutpflegezeit unabhängig von diesen am offen daliegenden Kadaver fortpflanzen (Freßaasvermehrung). Die Flugaktivität der Totengräber nach dem Cryptaaufenthalt, welche die Altkäfer von Aas zu Aas führt, eröffnet für *P. carabi* eine erneute Vermehrungsmöglichkeit. Die Konkurrenzbedingungen, denen sie dabei unterliegen, sind vergleichbar den Reproduktionsbedingungen von *P. austroasiaticus,* obwohl die Konkurrenz durch die Nachkommenschaft des eigenen Trägers bei *P. carabi* entfällt. Zweitens steht ihnen aber noch eine weitere ,,exklusive" Reproduktionsmöglichkeit offen, die Vermehrung gemeinsam mit *Nicrophorus* in der Crypta (Crypta- oder Reproduktionsaasvermehrung). In diesem Fall spielt sich das Ganze am vergrabenen Kadaver ab. Dadurch werden die Umweltbedingungen stabilisiert, von äußeren Schwankungen unabhängiger. Die Nahrungskonkurrenz z. B. ist stets die gleiche: *Nicrophorus*-♀, *Nicrophorus*-Larven und andere Aufsitzer des Totengräbers. Allerdings wird dafür die Aasgröße durch den Käfer nach oben beschränkt (vgl. Pukowski 1933).

Für alle Vermehrungswege ist notwendige Voraussetzung, daß die Entwicklungsdauer des Aufsitzers kürzer ist als die des Trägers.

Dreifache Absicherung und dabei eine stets sichere Reproduktionsmöglichkeit (Cryptavermehrung) bei *P. carabi* und die konkurrenzreichere, von so vielen Faktoren beeinflußbare Vermehrung bei *P. austroasiaticus* machen die Gefahr, den Anschluß an einen Träger zu verpassen, bei *P. carabi* geringer. Außerdem ist in der Crypta durch das Brutpflegeverhalten der Totengräber ein starker Qualitätsverlust der Nahrungsquelle in relativ kurzer Zeit gegeben. Man kann sagen, daß die Deutonymphen-*P. carabi* keine so hohen Ansprüche an ihre Nahrungsquelle stellen können und auch nicht zu stellen brauchen.

Auf *Nicrophorus* sitzen die Deutonymphen-*P. carabi* dorsal und ventral aber nie unter den Flügeln. An der Nahrungsaufnahme ihres Trägers nehmen sie teil (Kommensalismus):

In der Regel alarmieren die rhythmischen Freßbewegungen des Käfers die Milben überall gleichermaßen. Direkter ,,Mundraub" kommt selten vor, da sich die Deutonymphen sehr vor den kräftigen, schnell arbeitenden Mandibeln des Totengräbers in acht nehmen müssen. Meist wird von dessen Kopf, thorakaler Bauchseite oder Beinen aus am Kadaver gefressen, bevorzugt dort, wo der Träger das Fleisch ,,bearbeitet". Um das Aas zu erreichen, sind aber viele auch gezwungen, teilweise vom Käfer herabzulaufen, wobei sie nurmehr über ihre Hinterbeine Kontakt mit ihm halten. Einige Deutonymphen verlassen ihn auch ganz, verbleiben indes innerhalb seines Duftbereiches. Das diesbezügliche Verhalten voll-phoretischer und häutungsreifer Tiere ist wie bei *P. austroasiaticus/O. thoracica.* Gleiches gilt für das Rückzugsverhalten von *P. carabi* und dessen auslösende Signale.

Demzufolge verlieren bei *Nicrophorus/P. carabi* die Deutonymphen auch auf die gleiche Weise den Anschluß an ihren Transporteur.

Da gegebenenfalls dasselbe Aas *O. thoracica* zur Reproduktion und *Nicrophorus* zum Fressen dient, kommt es im Freiland manchmal zu einer Mischpopulation von *P. carabi* und *P. austroasiaticus.* Im Labor läßt sich diese Situation ebenfalls erfolgreich herstellen, wenn man v. a. darauf achtet, daß genügend ♀♀-*P. austroasiaticus* ein geeignetes Ablageareal zur Verfügung haben, so daß die Oophagie der ♀♀-*P. carabi* nicht zu viele der nicht besonders getarnten Eier der anderen Art vernichtet (Korn 1982b, c).

Bei der Cryptavermehrung von *P. carabi* entwickelt sich eine neue Deutonymphengeneration etwa innerhalb von 10 Tagen, während der Träger ungefähr 14 Tage braucht, bis die letzten potentiellen Tragwirte, letzten Pränymphen und die brutpflegenden Adulti, die Crypta verlassen. Der zeitliche Vorsprung von rund 4 Tagen sichert im allgemeinen die Besetzung der neuen Trägergeneration mit der neuen Aufsitzergeneration. Die Deutonymphen der einen neuen Generation besteigen in erster Linie den/die Altkäfer, während nur wenige (1–3) bis mehrere (→ 10) eine Pränymphe als Träger wählen (Kontinuität der Vergesellschaftung). Die Präpupae nehmen ihre aufsitzenden Milben mit in die Pup-

penwiegen. Hier überwintern bei der „investigator"-Gruppe *P. carabi* und Totengräber-Pränymphen miteinander. Da bei diesen *Nicrophorus*-Arten im laufenden Jahr keine Jungkäfer mehr auftauchen, ist die Besetzung der Käfernachkommenschaft hier etwas wichtiger als bei der „humator"-Gruppe, wo noch im gleichen Jahr die Käfer der neuen Generation mit ihren mitgenommenen Deutonymphen-*P. carabi* wieder erscheinen.

Anders als für *P. subterraneus* sind *P. carabi* alle *Nicrophorus*-Arten als Tragtier gleich willkommen.

Die Bindung der Deutonymphen an Larvalstadien des Hauptträgers beginnt erst beim Pränymphenstadium und ist verglichen mit den Verhältnissen bei *P. austroasiaticus/O. thoracica* merkbar schwächer. In vivo bleibt stets ein Teil der Präpupae frei von Deutonymphen-*P. carabi.* Die Milbe kann sich dies erlauben, ohne die Kontinuität der Tiergemeinschaft zu gefährden, da diese durch die Freßaasvermehrung und das Verhalten der Totengräber auch noch auf andere Weise gesichert ist. Da die Altkäfer aller *Nicrophorus*-Arten nach der Brutpflege noch bis zu 2 Monaten leben, bis kurz vor ihrem Tod flugaktiv sind und von Kadaver zu Kadaver ziehen, spielt die Freßaasvermehrung für *P. carabi* während der gesamten Flugzeit der Hauptträgergattung eine wichtige Rolle. Die Attraktivität der Altkäfer für Deutonymphen läßt ebenfalls erst kurz vor ihrem Tod deutlich nach. Durch intra- und interspezifische Kontakte der Totengräber untereinander am selben Kadaver bzw. durch den aufeinanderfolgenden Besuch desselben von alten und jungen Käfern wechseln an Freßäsern die Deutonymphen-*P. carabi* der Altkäfer beider Artengruppen rechtzeitig auf Jungkäfer der „humator"-Gruppe über, mit denen sie überwintern. Dieser Wechsel ist selten direkt, meist erfolgt er indirekt, d. h. über zumindest eine zwischengeschaltete Reproduktionsrunde durch eine weitere neue Deutonymphengeneration. Die Jungkäfer der „investigator"-Gruppe stocken ihren Bestand an Deutonymphen-*P. carabi* im Frühsommer des folgenden Jahres beim Reifefraß an den Freßäsern auf. Zulieferer ist dabei die „humator"-Gruppe.

Freßaasvermehrung sorgt so nicht nur für die Kontinuität der Vergesellschaftung und für eine verhältnismäßig aequale Besetzung aller *Nicrophorus*-Arten, sondern natürlich auch für eine deutliche Erhöhung der Nachkommenschaft.

Kein Wunder also, daß im Freiland *P. carabi* höhere Besetzungszahlen auf seinem Hauptträger aufweist als *P. austroasiaticus,* d. h. offensichtlich erfolgreicher ist.

Die trägerunabhängige Freßaasvermehrung zeigt sich bei *P. carabi* im Freiland prinzipiell genauso erfolgreich wie die Cryptaasvermehrung, ein besonderer direkt-förderlicher Einfluß der Träger und ihrer Reproduktion ist nicht feststellbar (vgl. *P. subterraneus).*

Obwohl der Hauptträger am Freßaas und in der Crypta auf Larven, Protonymphen und Adulti von *P. carabi* trifft, zeigen diese kein Verhalten, das zu einer Kontaktaufnahme führen würde. Allein die Deutonymphen verfügen über ein spezifisches Vergesellschaftungsverhalten.

Für mögliche Notfälle an Freßäsern hat auch *P. carabi* seine „Ersatzträger", mit denen aber nur eine lockere Gemeinschaft gebildet wird. Es sind dies *Carabus*-Arten (einschließlich *C. coriaceus)* und *O. thoracica* (nicht aber *Pterostichus* oder *Thanatophilus).*

III. 2.3 Typ der heterospezifischen Tiergemeinschaft

Anhand der aufgezeigten Beobachtungen und Untersuchungsergebnisse läßt sich der Typus der Vergesellschaftung für alle drei Gemeinschaften aus Milben und Hauptträgerkäfern festlegen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei *P. austroasiaticus/O. thoracica.* Abgesehen von den Deutonymphen leben alle übrigen Entwicklungsstadien der Milbe zwar nicht beziehungslos (Nahrungskonkurrenz) aber doch ohne Assoziation, ohne besondere bindende Beziehungen oder Abhängigkeiten neben den erwachsenen und larvalen Hauptträgern am Aas. Ein spezifisches Assoziationsverhalten zeigen allein die Deutonymphen, es führt zu ihrer Vergesellschaftung mit *Oeceoptoma.* Auf ihren Trägern sitzend schädigen sie diese weder direkt noch indirekt und bringen ihnen aber auch keinen Nutzen. Einziger Nutznießer der Tiergemeinschaft sind sie selbst. Als kleine carnivor-nekrophage Tiere mit beschränkter Mobilität werden sie von ihren größeren flugfähigen Transporteuren von Kadaver zu

Kadaver befördert, wobei sie durch Kommensalismus heranreifen, bis sie schließlich zur trägerunabhängigen Reproduktion die Käfer verlassen. Die neuen Deutonymphengenerationen besteigen dann wieder i. d. R. neue Träger, in starkem Maße eine neue Trägergeneration (Larvalstadien). Es liegt demnach die typische Karposeform Phoresie vor (Definition s. MATTHES 1978). Sie endet an einem Aas und beginnt mit neuen Generationen der Partner am selben Kadaver erneut. Die Milbe braucht die phoretische Phase sowohl zur Erhaltung (Entwicklung) als auch zur Verbreitung der Art.

Komplexer sind die Dinge bei *P. carabi/Nicrophorus*, gehorchen aber genau betrachtet den gleichen Grundprinzipen.

Die Hauptträger leben an Freßäsern *(Nicrophorus-*Adulti) meist vorübergehend und in der Crypta *(Nicrophorus-*Adulti und -Pränymphen) stets mit Larven, Protonymphen und Adulti der Aufsitzer zusammen, ohne daß sich ein Verhalten feststellen ließe, das über gegenseitige Nahrungskonkurrenz hinausginge. Allein die Deutonymphen sind mit den Totengräbern eng assoziiert und treiben Kommensalismus, durch den sie heranreifen, um dann zur Fortpflanzung vom Käfer herabzusteigen. Geschieht dies an einem Freßaas des Trägers, so liegt Phoresie vor. Weder schädigen die Milben dabei als Aufsitzer und ,,Mitesser" die Totengräber, noch bringen sie diesen einen Vorteil. Eine Diskussion der SPRINGETTschen Anschauungen erübrigt sich für diesen Fall. Die für *P. carabi* ebenso wichtige wie ausgeprägte Freßaasvermehrung, die für ihren Erfolg im Freiland (→*Calliphora!)* keine Anwesenheit von *Nicrophorus* erfordert, widerlegt per se die von SPRINGETT gefundene Abhängigkeit der Milbenentwicklung von der Trägervermehrung. Die Phoresie endet und beginnt wieder am selben Kadaver, wobei eine neue phoretische Generation von *P. carabi* neue Tragwirte besteigt, die aber nicht unbedingt Angehörige einer neuen Trägergeneration sein müssen, dies ist erst gegen Ende der Flugzeit von *Nicrophorus* notwendig und der Regelfall.

Endet die Assoziation zwischen Deutonymphen und erwachsenen Totengräbern an einem Cryptaas, soll nach SPRINGETT (1968) eine Abhängigkeit des Reproduktionserfolges des Trägers von der Anwesenheit der Deutonymphen-*P. carabi* bestehen. Sie sollen als effektive Vertilger von *Calliphora*brut auftreten und gebraucht werden. Dagegen sprechen Freilandbeobachtungen von mir, bei denen sich alle *Nicrophorus-*Arten auch ohne jegliche *Poecilochirus-*Vertreter erfolgreich fortgepflanzt haben. *N. humator* und *N. investigator* tragen öfters nur *P. subterraneus* nicht aber *P. carabi* mit sich. Trotzdem ist dann ihre Vermehrung gewährleistet, obgleich die Deutonymphen-*P. subterraneus* durch ihre geringe Größe und ihr Freßverhalten die Deutonymphen-*P. carabi* als Mitesser und Mitvernichter nicht ersetzen können. Aber auch das Verhalten von *P. carabi* selbst steht nach meinen Untersuchungen den SPRINGETTschen Schlußfolgerungen entgegen. Wenn die Deutonymphen auf den Totengräbern am prospektiven Cryptaas eintreffen, ist meist der größte Teil von ihnen noch vollkommen auf Assoziation programmiert (,,voll-phoretisch") und in erster Linie darauf bedacht, auch beim Fressen den Kontakt zum Träger nicht zu verlieren. Gerade dessen jetzt einsetzende Aktivität (Paarbildung, Kopula, Cryptabau) veranlaßt sie, nicht zu fressen, da sie nicht unterscheiden können zwischen Fortpflanzungs- und Abflugaktivität ihrer Käfer. Selbst die meisten der häutungsreifen Deutonymphen besetzen ihre Tragwirte wieder, wenn diese wie jetzt sehr bewegungsaktiv sind. Als effektive Vernichter von Dipterenbrut scheiden die Deutonymphen aus. Erst die ♀♀-*P. carabi* wären wirksame Helfer bei der Vertilgung der Diptereneier. Für Dipterenlarven aber ist selbst bei ihnen die predatorische Neigung zu gering (KORN 1982b). Indes die Hilfe der Milben-♀♀ setzt ja sowieso erst ein, wenn ein Trägerpaar bereits entschieden hat, ob es ein Aas zur Anlage einer Crypta verwendet oder aufgibt.

Nichts deutet darauf hin, daß bei dieser Entscheidung ein *Nicrophorus-*Pärchen neben der Zahl der übrigen Konkurrenten und der Qualität/Quantität des Kadavers auch noch die eigene Besetzung mit *P. carabi* berücksichtigt. Das Brutpflegeverhalten der Käfer ist ganz einfach auf die Wahl eines möglichst frischen und konkurrentenfreien Aases passender Größe ausgerichtet. Dazu kommt noch, daß der Reifefraß beider Partner nicht korreliert ist (vgl. *P. subterraneus),* so daß bei der Anlage der Crypta die Träger schon viele ihrer Deutonymphen-*P. carabi* (potentielle Helfer) vorher an Freßäsern verloren haben können. Daher sind die Zahlenwerte der SPRINGETTschen Versuche (30 Deutonymphen/100

Calliphora-Eier bzw. -Larven) für die Freilandsituation zumindest bei uns zu hoch angesetzt. Ich kann weder einen Schaden noch einen Nutzen ausmachen, den der Träger durch die Cryptavermehrung der Aufsitzer erfährt. Also endet hier an einem Kadaver eine rein phoretische Beziehung und am selben Aas beginnt später erneut eine Phoresie der neuen Aufsitzergeneration mit meistens demselben alten Träger, in geringerem Umfang mit einer neuen Trägergeneration. Streng nach der Definition bei MATTHES (1978) liegt dazwischen eine Phase der Synökie. Allerdings „erleiden" die daran beteiligten Milbenstadien diese weitere karpontische Vergesellschaftung rein passiv durch die Brutpflege ihres Trägers. Ein aktiver Beitrag ihrerseits, ein besonderes auf Synökie ausgerichtetes Vergesellschaftungsverhalten ist bei ihnen, aber auch bei den Deutonymphen nicht entwickelt.

Das bedeutet indes nicht, daß diese Synökie und ihre typischen Bedingungen im Laufe der Evolution völlig spurlos am Verhaltensrepertoire der Milbe vorübergegangen wären. Die Oophagie der ♀♀-*P. carabi* (KORN 1982b, c) ist als deutliche Anpassung an den Cryptaaufenthalt zu bewerten und fehlt folglich bei *P. austroasiaticus.* Sie eröffnet einen Ausweg bei Nahrungsmangel, der infolge von Quantitäts- aber auch Qualitätsverlusten des Cryptaases durch den Träger entsteht. Das Fressen der eigenen Eier bringt in der Crypta Vorteile gegenüber einer stärker räuberischen Tendenz, wie sie bei *P. austroasiaticus*-♀♀ zur Jagd auf die eigenen Larven führt (KORN 1982b):

1. Larven haben in der Crypta beschränktere Fluchtmöglichkeiten.
2. Die „Eiersuche" verbraucht weniger Energie als die Larvenjagd.
3. Eier haben mehr verwertbare Anteile pro Masseneinheit und sind eine qualitativ höherwertige Nahrung.
4. Die Wahrscheinlichkeit, rechtzeitig Deutonymphen zu liefern, ist für Larven größer als für Eier.

Das Regulativ der Brutfürsorge (Verstecken und Tarnen der Eier) begünstigt seinerseits die älteren, die zuerst abgelegten Eier, also jene, aus denen eher noch rechtzeitig Deutonymphen entstehen, da diese

1. die besten, verstecktesten Ablageplätze zur Wahl haben,
2. in größeren Spalten stets am besten verborgen sind und
3. über die größte Klebfähigkeit der Eihülle verfügen (KORN 1982c).

Die Milben als alleinige Nutznießer der Tiergemeinschaft haben von der Vergesellschaftung die gleichen Vorteile wie bei *P. austroasiaticus* angeführt. Die schon an anderer Stelle erwähnten zusätzlichen Vorteile der Cryptavermehrung und der intensiven Freßaasreproduktionen erhöhen lediglich den Nutzwert im Vergleich zu *P. austroasiaticus,* bringen aber nichts im Wesen Neues.

Im Lebenszyklus von *P. carabi* wechseln „parözische" Phoresie und „synözische" Phoresie miteinander. Noch zeigt dieser Crypta-Mitbewohner kein bewußt auf Synökie zielendes Verhalten.

Bei *P. subterraneus/Nicrophorus* sind die Kenntnisse zur Zeit noch lückenhaft. Man kann aber ausschließen, daß der Träger durch die Vergesellschaftung einen Schaden oder Nutzen hat, so daß auch hier Karpose mit der Milbe als einzigen Nutznießer vorliegt. Die Gemeinschaft Milbe-Käfer bleibt während des gesamten Lebenszykluses beider bestehen. Phoresie und Synökie wechseln regelmäßig. Die phoretische Phase endet stets in einer Crypta, zielt ab auf die nun folgende Synökie-Phase, diese wiederum mündet noch in der Crypta ein in eine erneute Phoresie, diesmal zwischen der neuen Aufsitzergeneration und demselben alten Träger sowie der neuen Trägergeneration. Der große Attraktivitätsvorsprung des Altkäfers gegenüber den Pränymphen erscheint, da ja keine Freßaasvermehrung der Milbe vorkommt, z. Z. noch nicht als die denkbar beste Lösung. Hier scheint für die Evolution noch ein verbesserbarer Punkt im Zusammenleben von Milbe und Käfer zu sein.

P. subterraneus benötigt die Vergesellschaftung zur Erhaltung und Verbreitung der Art, wobei die Abhängigkeit der eigenen Entwicklung von der Reproduktion des Trägers darauf hinweist, daß zu den bei *P. austroasiaticus* genannten phoresie-typischen Nutzen noch synökie-typische hinzutreten müssen.

III. 2.4 Besetzungszahlen

Bereits LIPPERER (1951) und SPRINGETT haben versucht, die Besetzung adulter Silphidae mit *Poecilochirus*-Deutonymphen im Jahresablauf diagrammartig darzustellen. Das Ergebnis bei LIPPERER ist auf Grund untauglicher Voraussetzungen nicht zu gebrauchen. SPRINGETT erklärt den Treppenverlauf seiner Kurven nicht, obwohl die Freßaasvermehrung von *P. carabi* sich hierfür anbietet. Diese aber wird ja von ihm übersehen.

Ich habe in den folgenden Diagrammen für die Jahre 1976, 1977 und 1978 die Besetzungszahlen der 4 im Untersuchungsgebiet auftretenden *Nicrophorus*-Arten mit *P. carabi* und *P. subterraneus* registriert. Die extreme Abhängigkeit der Besetzungsstärke von abiotischen und biotischen Faktoren des laufenden und des vorhergehenden Jahres, insbesonders von dem in meinem Untersuchungsgebiet sehr unregelmäßigen und Jahr für Jahr anderen Vorkommen der Träger ließen ,,geschlossene" Kurven nicht zu. Eine zu enge Beschränkung auf Mittelwerte würde z. T. wichtige Hinweise auf bestimmte Vorkommnisse im Lebenszyklus der Milben *(P. carabi*-Freßaasvermehrung) verschleiern.

Abb. 1:

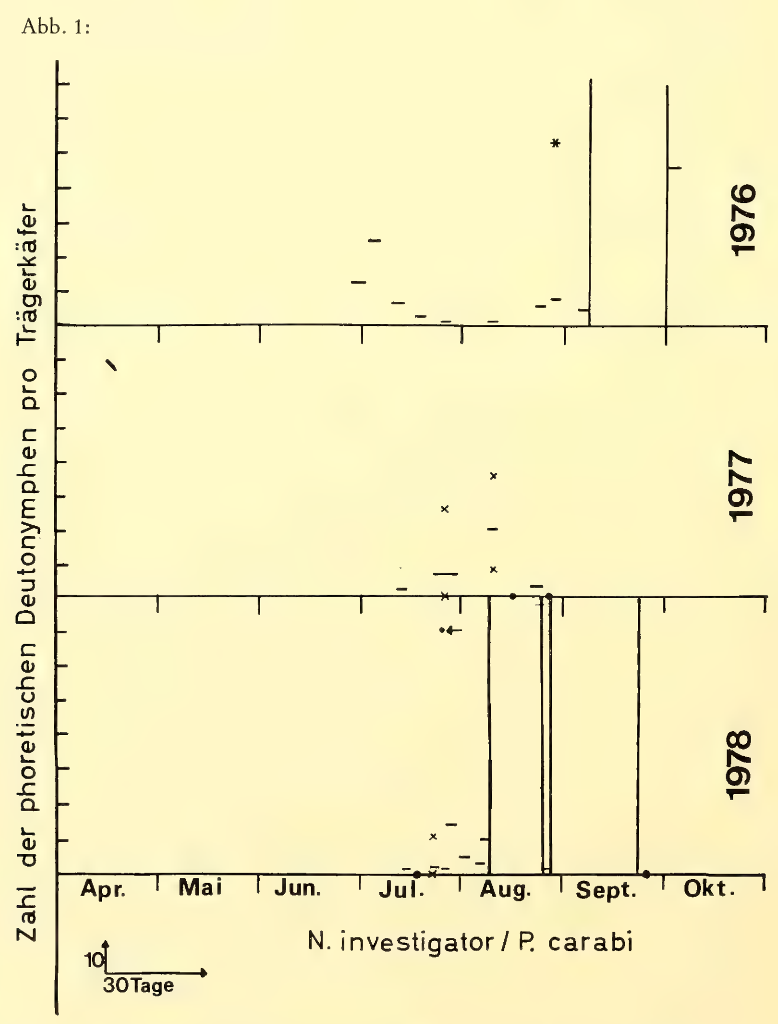
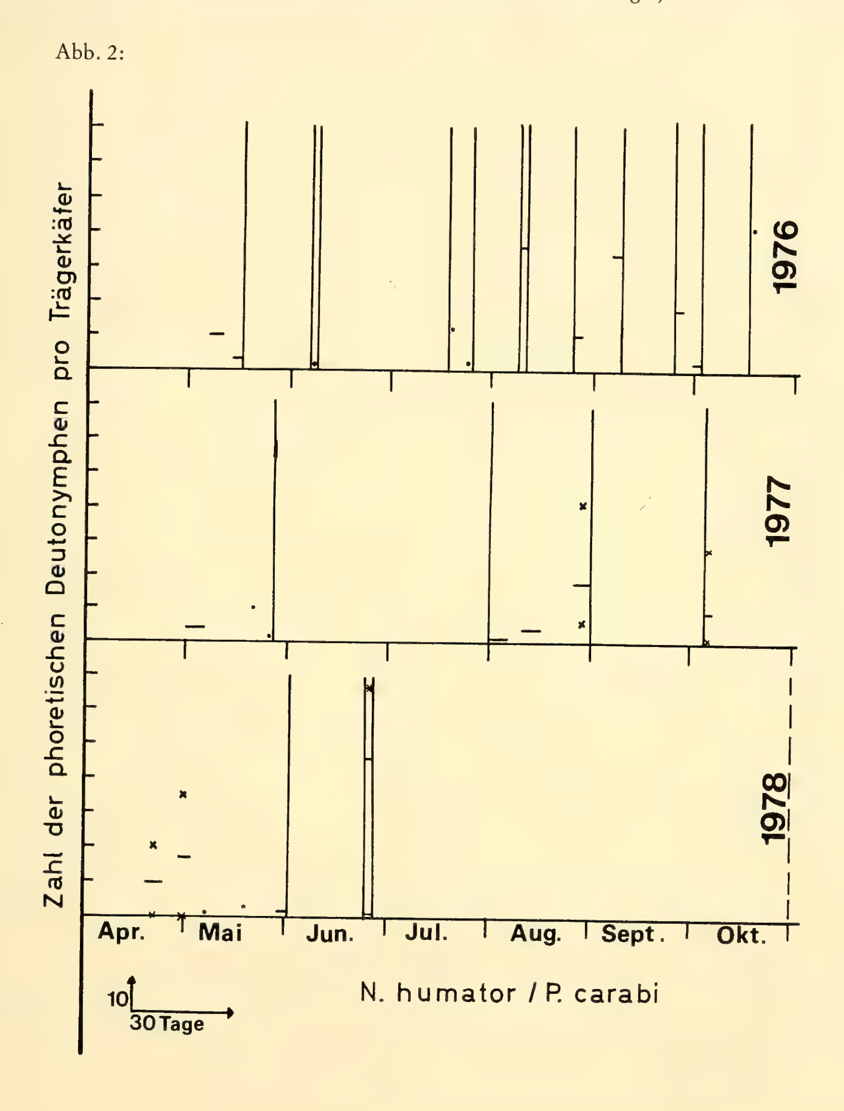


Abb. 1 bis 6: Jahreszeitliches Vorkommen der *Nicrophorus*arten und ihre Besetzungszahlen mit DD-*P. carabi* bzw. DD-*P. subt.* —... Mittelwert; ×... Extremwert; ●... Einzelwert; ⍂ ... Zeitraum von mindestens 14 Tagen (= mindestens 2 Fallenkontrollen) ohne Neuanflug der betreffenden Käferart an Aasfallen

III. 3. Analyse des Vergesellschaftungsverhaltens der Deutonymphen

(In der Folge verwendete Symbole und Abkürzungen: DD = Deutonymphen; *P. subt.*; *P. austr.*; Oec. = *O. thoracica;* N. = *Nicrophorus;* hum. = *humator;* inv. = *investigator;* vesp. = *vespillo;* vespd. = *vespilloides;* La, Präp., Ad. = Larven, Präpupae, Adultus des Trägers; N. Ad./DD-*P. subt.* = die Deutonymphen sitzen auf dem Käfer; S I, S II = Schlüsselreiz I und II beim Finden und Besetzen der Träger)

Abb. 2:



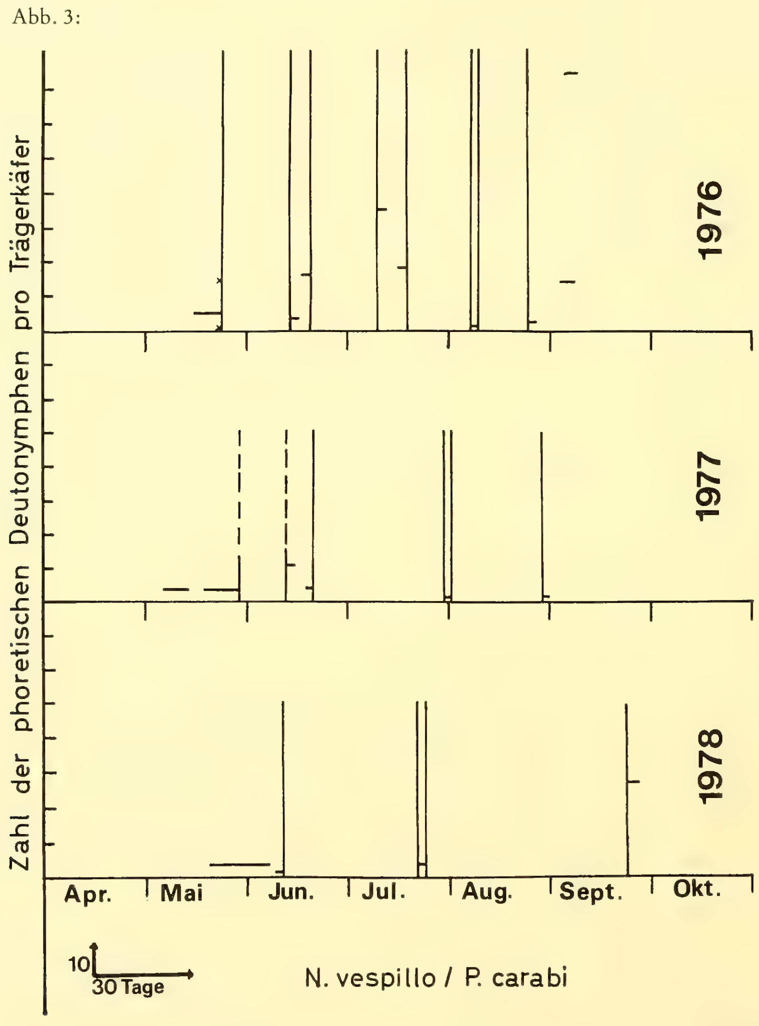
III. 3.1 Einleitung

Die Träger, gleich ob Adultus oder Larvalstadium, bleiben bei der Bildung der heterospezifischen Gemeinschaft ein passiver Partner. Sie liefern dem aktiven Teil, den Milben, lediglich die Schlüsselreize, welche deren besonderes Kontaktverhalten auslösen. Als Signal dient in erster Linie eine konstitutive physiologische Eigenschaft der Silphidae, ihr gattungs- bzw. arttypischer Geruch. Dieses Merkmal ist sicherlich nicht primär an die Adresse der Aufsitzer gerichtet, indes seine intraspezifische oder intragenische Bedeutung soll hier nicht diskutiert werden.

III. 3.2 Das Scharungsverhalten der Deutonymphen

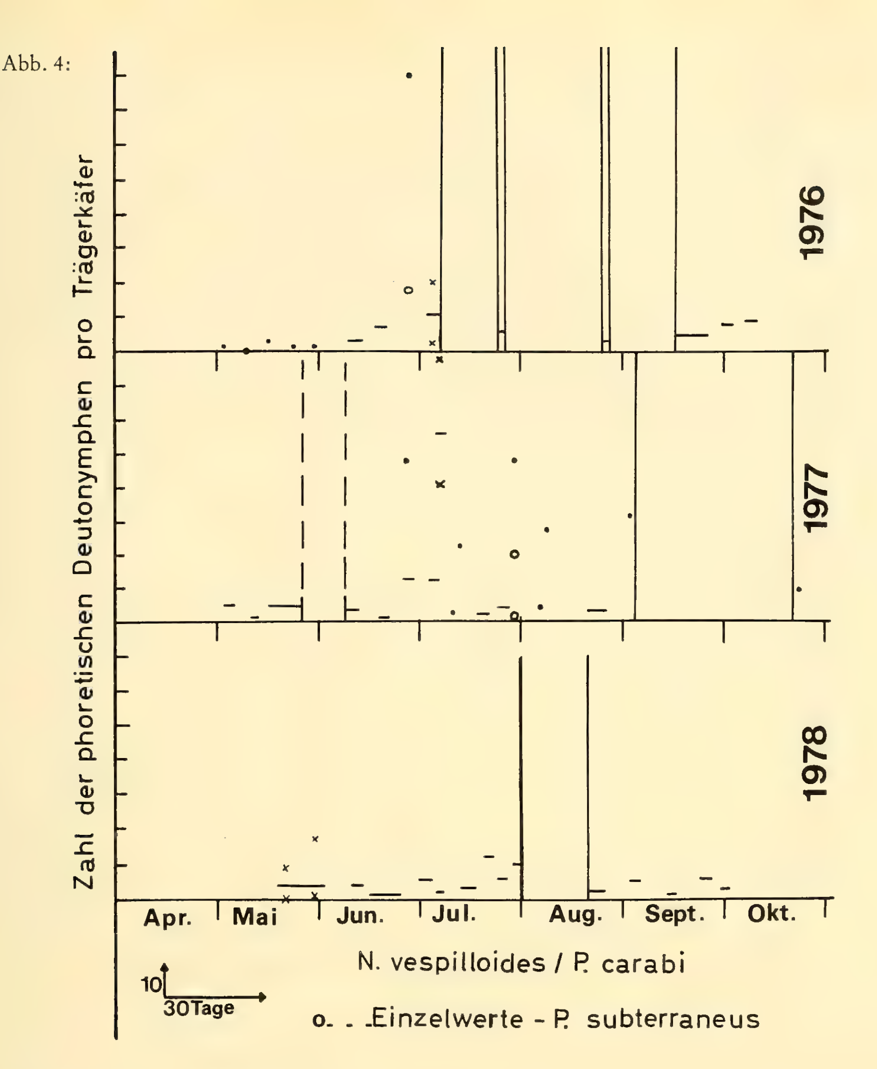
Eine soziale Attraktion ist für alle Larvalstadien der drei *Poecilochirus*-Arten charakteristisch. Die Scharungstendenz des Einzeltieres wird stets im Intervall zwischen Häutungsreife und Häutungsbereitschaft allmählich abgebaut. Adulti besitzen sie nicht, zeigen eher das Gegenteil (KORN 1982 b, c). Sie sorgt dafür, daß die Larvalstadien bis zur Deutonymphe ohne intraspezifische Aggression am Kadaver zusammenbleiben, was mit Blick auf die obligate Transportphase auf einem nekrophagen Träger wünschenswert ist.

Abb. 3:



Bei den Deutonymphen tritt das Scharungsverhalten bereits vor dem Phoresieverhalten auf, so daß junge Deutonymphen anfangs noch inmitten der gemischten Gruppen aus Larven und Protonymphen sitzen. Sowie aber der Phoresietrieb ausgereift ist, unterliegt das Einzeltier einem antagonistischen Wechselspiel von Phoresie- und Scharungstrieb, bis beide gleichlaufend kurz vor der Häutung nach und nach schwinden. Unbefriedigter Phoresietrieb hat ein Appetenzverhalten zur Folge, das man am besten mit „Ausschwärmen" bezeichnet. Dabei brechen die Deutonymphen aus dem eng begrenzten Lebensraum der vorhergehenden Stadien aus, erschließen sich eine größere Umgebung um das Aas, was für eine Trägerfindung vorteilhaft erscheint. Da aber weiterhin der Kadaver Treffpunkt für Aufsit-

Abb. 4:

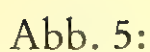


zer und Tragwirte bleibt, drosselt der Scharungstrieb rechtzeitig die phoretische Unruhe, so daß die Deutonymphen sich erstens nicht zu weit vom Aas entfernen und zweitens in Ruhephasen stets untereinander zusammenscharen. Letzteres dient der Erhaltung der Milbenart, denn ein Käfer sollte möglichst genug Deutonymphen zur Gründung einer Lokalpopulation tragen. Auch auf dem Träger angesichts beengter Platzverhältnisse bringt die soziale Attraktion einen Vorteil. Daß die Deutonymphenscharen tatsächlich lockere anonyme offene Verbände und keine Aggregationen sind, zeigen einfache Beobachtungen und Versuche:

Deutonymphen verteilen sich in Abwesenheit eines Trägers nicht räumlich gleichmäßig, sondern zwischen Ausschwärmphasen stets gruppenweise. Diese Gruppen entstehen, wenn sich einige Tiere begegnen, auch dann, wenn dieser Treffpunkt einmal als Sitzplatz weitaus weniger geeignet ist als viele freigebliebene Stellen in der Nachbarschaft. Solche Scharen bleiben auch zusammen, ja wachsen sogar noch, wenn man experimentell (z. B. durch Licht) den gewählten Aufenthaltsort besonders abiotisch ungünstig macht (s. Abb. 7a).

III. 3.3 Das Phoresieverhalten der Deutonymphen

Phoretisches Verhalten, die „aktive Benutzung eines anderen Tieres für vorübergehenden Transport" (MATTHES 1978), kann stufenweise aufgegliedert werden:



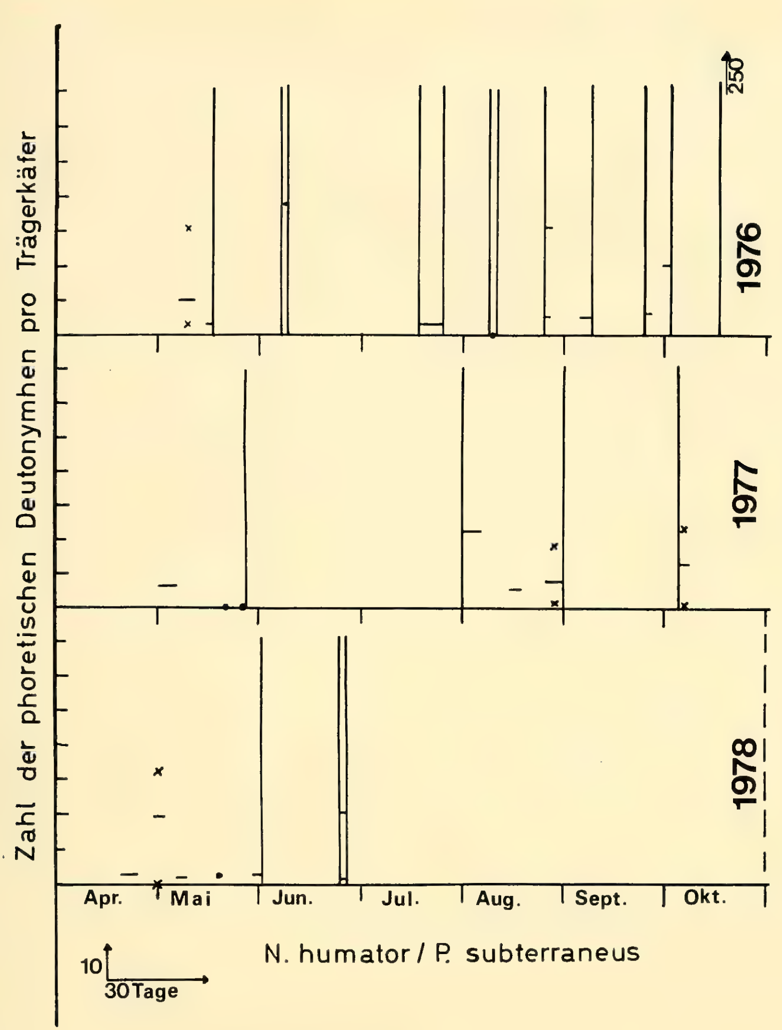
1. Der Beginn erfordert ein Finden und Erkennen des geeigneten Trägers. Bei *Poecilochirus* ist kein spezifisches Suchverhalten feststellbar.
2. Das Besetzen eines passenden Tragwirts besteht aus Aufsteigen und Verbleiben, bis das Ziel erreicht ist. Zwischenzeitlich kann ein Wechsel des Trägerindividuums erfolgen, wenn die Umstände dies nötig machen (z. B. Tod des Trägers), ohne daß hierzu die Phoresiestimmung abklingt.
3. Sind Träger und Aufsitzer am Zielort des letzteren angekommen, verläßt dieser aktiv den Tragwirt, sofern dies seiner inneren Handlungsbereitschaft entspricht.

III. 3.3.1 Innere Handlungsbereitschaft (Phoresietrieb)

Das Phoresieverhalten reift zu Beginn des Deutonymphendaseins allmählich. Frischgehäutete, weichhäutige Tiere sind den mechanischen Beanspruchungen der Transportphase noch nicht gewachsen und demzufolge noch nicht phoretisch. Korreliert mit ihrer Sklerotisierung und der Steigerung ihrer allgemeinen Widerstandsfähigkeit (Korn 1982b) wächst auch die auf Phoresie gerichtete innere Handlungsbereitschaft.

Nach 12 Stunden etwa (22° C) setzt das mit der Zeit zunehmende Interesse der Deutonymphen am Träger ein. Die Tiere werden unruhig, laufen immer mehr umher. Treffen sie auf einen geeigneten Kä-

Abb. 6:



fer, besetzen sie ihn von nun an immer häufiger und länger. Nach 24 Stunden erreicht der Phoresietrieb im allgemeinen seine volle normale Stärke. Die Reifung ist ein endogener Prozeß, eine An- oder Abwesenheit des Trägers bleibt ohne Einfluß.

Am Ende der Deutonymphenphase, zwischen Häutungsreife und Häutungsbereitschaft wird der Phoresietrieb allmählich abgebaut, der Träger an einem Aas immer williger, häufiger und länger verlassen, immer zurückhaltender wieder besetzt. Die Reizschwellen für die Signalreize des Phoresieverhaltens erhöhen sich, bis häutungsbereite Tiere die Phoresie auf dem Träger endgültig beenden. Auch hierbei handelt es sich um einen endogenen Vorgang (organische Reifung), den Außenfaktoren nur indirekt über die körperliche Reifung beeinflussen können. Die Gegenwart des Trägers vermag die Entwicklung der Aufsitzer nicht zu verzögern, solange sich beide an einer zufriedenstellenden Nahrungsquelle aufhalten. Von einem gewissen Entwicklungspunkt ab nach der Häutungsreife ist auch Nahrung entbehrlich. Der Phoresietrieb eines voll-phoretischen Tieres geht durch die Trennung vom Träger ebensowenig verloren wie durch das Auffinden eines geeigneten Kadavers. Das Ende der Transportphase bleibt allein über Reifefraß erreichbar. Quantitative und qualitative Mängel der Nahrungsquelle

aber auch Isolierung der Einzeltiere vom prospektiven oder aktuellen Geschlechtspartner blockieren die Weiterentwicklung der Deutonymphe zum Adultus (vgl. KORN 1982b). Gesteigert wird die Phoresiestimmung nur durch das Ausbleiben eines passenden Trägers, Nahrungsmangel hat da keine Wirkung.

III. 3.3.2 Trägerspezifität

Unter den an einem Kadaver potentiell als Träger verfügbaren Tieren treffen die drei betrachteten *Poecilochirus*-Arten eine Wahl von hoher Selektivität. Die möglichen Tragtiere gliedern sich für jede *Poecilochirus*-Species in Hauptträger, Hilfsträger und Nichtträger.

Läßt sich dies bereits im Freiland unschwer qualitativ feststellen, vermag man es im Labor durch interspezifische Wahlversuche bis zu einem gewissen Grad zu quantifizieren. Das Prinzip der Versuche besteht darin, die Deutonymphen der jeweiligen Milbenart mit 2 Trägerkäfern unterschiedlicher Species zusammenzubringen und nach einer genügend großen Zeitspanne die Besetzungszahlen zu überprüfen. Der wechselseitige Körperkontakt sollte möglichst eng sein, und Aas sollte nicht zugegeben werden, um den Phoresietrieb der Milben zu erhalten. Bei der Kontrolle muß man größere Zeitintervalle verstreichen lassen (6–24 h), da ein gesteigerter Phoresietrieb anfangs zu einem relativ unspezifischen kurzzeitigen Besteigen aller möglichen Tiere führen kann (s. u.), und momentane starke Aktivität die Attraktivität so erhöht, daß dies eine vorübergehende Fehlbesteigung durch übermäßig phoretische Deutonymphen zur Folge hat. Sitzen die Milben zu Beginn des Wahlversuches schon auf einem der beiden Träger, muß ein Trägerwechsel in einem solchen Fall höher bewertet werden. Denn längerdauernde enge Körperkontakte zwischen unterschiedlich stark besetzten gleichwertigen Hauptträgern zeigen, daß ein direkter Wechsel in einem solchen Fall fast ausbleibt. Zum Beispiel werden dabei Differenzen von 10 DD- zu 60 DD-*P. carabi* oder -*P. subterraneus* bei *Nicrophorus* nicht ausgeglichen. Besonders bei *P. austroasiaticus* und *P. subterraneus* wirkt der Sitzplatz unter den Flügeln einem solchen Ausgleich entgegen.

P. austroasiaticus: Im Labor wie im Freiland erweisen sich *O. thoracica* als der Hauptträger, *Nicrophorus* und *Thanatophilus* dagegen als die Hilfsträger. Alle vier untersuchten *Nicrophorus*-Arten sind hierbei gleichwertig, besetzt werden nur die erwachsenen Tiere (1–10 DD-*P. austr.* im Freiland). *Thanatophilus* ist der attraktivere der beiden Ersatzträger, weshalb hier sowohl Adulti (1–20 DD-*P. austr.* im Freiland) als auch allerdings schwächer Pränymphen besetzt werden. Für die Wahlversuche sollte man erwachsene Vertreter von *O. thoracica* einsetzen, die ihre Fortpflanzung noch vor sich haben (vgl. III. 3. 3.3). Sie sind wesentlich attraktiver für Deutonymphen-*P. austroasiaticus* als alle Hilfsträger, obwohl die Besetzungszahlen im Labor deutlich über denen des Freilandes lagen (dort durchschnittliches Maximum: 12–15 DD-*P. austr.).*

Andere Tiere, z. B. die Aasbesucher *Carabus violaceus, Pterostichus, Geotrupes, Hylobius* oder *Hister* erweisen sich auch im Versuch als Nichtträger, *Carabus coriaceus* kaum als mehr.

Eine Sonderstellung nahm *Silpha tristis* ILLIGER ein. Die Art kommt wie andere *Silpha*-Arten nicht an Aas vor (vgl. PUKOWSKI 1933), obwohl sie im Untersuchungsgebiet gefunden wird. Im Freiland frei von *Poecilochirus*-Deutonymphen, kann sie im Labor *O. thoracica* als Träger voll ersetzen *(Silpha*-Geruch ≙ *Oeceoptoma*-Geruch). Da aber nekrophage *O. thoracica* und nicht-nekrophage *S. tristis* (im Labor aber carnivor) im Freiland keinen Kontakt bekommen, laufen die Deutonymphen-*P. austroasiaticus* nie Gefahr, diese falsche Wahl zu treffen, die sie nicht zu den für sie lebensnotwendigen Kadavern brächte.

P. carabi: Bei den SPRINGETTschen Wahlversuchen waren die Alternativträger leider so gewählt, daß die obligate Dreigliederung in Haupt-, Hilfs- und Nichtträger unerkannt blieb. Außerdem liegen die Deutonymphenzahlen (100–150) im Vergleich zu den Freilandbedingungen (15–35) zu hoch und hätten bei Hilfsträgern die feinere Abstufung verschleiert. Man sollte hier nicht über 70 Deutonymphen-*P. carabi* hinausgehen, da ein *Nicrophorus*-Adultus, der mit 50 bis 70 Deutonymphen-*P. carabi* besetzt ist, etwa die gleiche Anziehungskraft auf weitere freie Deutonymphen dieser Art ausübt wie ein unbesetzter Hilfsträger.

Tabelle 1:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
1 N.-Ad. + 20 DD-P.austr.	1 N.-Ad./20 DD-P. austr.
1 Thanatophilus-Ad. + + 20 DD-P.austr.	1 Thanatophilus-Ad./20 DD-P.austr.
1 Thanatophilus-Ad. + + 1 N.Ad. + 15 DD-P.austr.	1 Thanatophilus-Ad./15 DD-P.austr. + 1 N.Ad.
1 Oec.Ad. + 1 N.Ad./4 DD--P.austr. + 30 DD-P.austr.	1 Oec.-Ad./34 DD-P.austr. + + 1 N.Ad.
1 Oec.-Ad./20 DD-P.austr. + + 1 N.-Ad./20 DD-P.austr.	1 Oec.-Ad./40 DD-P.austr. + + 1 N.-Ad.
1 Oec.-Ad./30 DD-P.austr. + + 1 Thanatophilus-Ad./15 DD--P.austr.	1 Oec.-Ad./45 DD-P.austr. + + 1 Thanatophilus-Ad.
1 Nichtträger + 20 DD-P.austr.	1 Nichtträger + 20 DD-P.austr.
1 Nichtträger + 1 Hilfsträger + 10 - 20 DD-P.austr.	1 Hilfsträger/10-20 DD-P.austr.+ + 1 Nichtträger
1 Silpha tristis-Ad. + + 30 DD-P.austr.	1 S.tristis-Ad./30 DD-P.austr.
1 S.tristis-Ad. + 1 N.-Ad. + + 30 DD-P.austr.	1 S.tristis-Ad./30 DD-P.austr. + + 1 N.-Ad.
1 Oec.-Ad./40 DD-P.austr. + + 1 S.tristis-Ad./30 DD-P.austr.	unveränderte Ausgangssituation

Die Gattung *Nicrophorus* erweist sich als Hauptträger, wobei alle vier untersuchten Arten gleichwertig sind. Laborversuche bestätigen die Freilandbeobachtungen, daß *O. thoracica* (1–2 DD im Freiland), *Carabus coriaceus* (→10 DD im Freiland) sowie seltener und schwächer *Carabus violaceus* als Hilfsträger auftreten. Alle anderen aasbesuchenden Käfer zeigen sich als Nichtträger (z. B. *Pterostichus, Geotrupes, Thanatophilus).*

Tabelle 2:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
1 N.hum.-Ad. + 1 N.inv.-Ad. + + 1 N.vesp.-Ad.+ 1 N.vespd.-Ad.+ + 60 DD-P.carabi	Die 60 DD-P.carabi besetzen die 4 Käfer gleichmäßig
1 großer N.hum.-Ad. + 1 kleiner N.hum.-Ad. + 60 DD-P.carabi	1 großer N.hum.-Ad./22 DD-P.carabi + 1 kleiner N.hum.Ad./38 DD-P.carabi
1 Oec.-Ad./35 DD-P.carabi + + 1 N.-Ad.	1 N.-Ad./35 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad.
1 N.-Ad./65 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad.	1 N.-Ad./63 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad./2 DD-P.carabi
1 Nichtträger + 300 DD-P.carabi	Die DD besetzen den Nichtträger nicht

Anmerkung: Die verwendeten Oec.-Ad. waren stets Jungkäfer

Innerhalb einer *Nicrophorus*-Art treten beträchtliche Größenschwankungen zwischen erwachsenen Tieren auf. Für das Wahlverhalten machen sich diese erst bei hohen Besetzungszahlen von über 50 Deutonymphen-*P. carabi* bemerkbar. Bei weniger Milben ist der Grad der Besetzung relativ unabhängig von den Körperabmessungen der Käfer.

P. subterraneus: Laborversuche belegen die Freilandbeobachtung, daß bestimmte Totengräberarten *(N. humator, N. investigator)* anderen *(N. vespilloides, N. vespillo)* vorgezogen werden. Man kann erstere als Hauptträger I. Klasse bezeichnen, letztere als Hauptträger II. Klasse. Denn auch diese *Nicrophorus*-Species sind deutlich attraktiver für Deutonymphen-*P. subterraneus* als die Hilfsträger *Geotrupes* und *O. thoracica.* Außerdem ermöglicht die Fortpflanzung aller Hauptträgerarten unterschiedslos den Erfolg der Milbenvermehrung, während die Reproduktion der Hilfsträger dies nicht vermag. Typische Nichtträger sind z. B. *Thanatophilus, Pterostichus* oder *Hister.*

Tabelle 3:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
1 N.vesp(d).-Ad. + + 1 N.hum..(inv.)-Ad. + + 30 DD-P.subt.	1 N.vesp(d).-Ad./3 DD-P.subt. + + 1 N.hum.(inv.)-Ad./27 DD-P.subt.
1 N.vesp(d).-Ad./30 DD-P.subt. + + 1 N.hum.(inv.)-Ad.	1 N.hum.(inv.)-Ad./27 DD-P.subt. + 1 N.vesp(d).-Ad./3 DD-P.subt.
1 N.hum.(inv.)-Ad./30 DD-P.subt. + 1 N.vesp(d).-Ad./30 DD-P.subt.	1 N.hum.(inv.)-Ad./50 DD-P.subt. + 1 N.vesp(d).-Ad./10 DD-P.subt.
1 N.hum.-Ad. + 1 N.inv.-Ad. + + 40 DD-P.subt.	Die DD-P.subt. verteilen sich gleichmäßig auf beide Käfer
1 Geotrupes/40 DD-P.subt. + + 1 N.-Ad.(hum.,inv.,vesp.,vespd.)	1 N.-Ad./40 DD-P.subt. + + 1 Geotrupes
1 Oec.-Ad./40 DD-P.subt. + + 1 N.-Ad.	1 N.-Ad./40 DD-P.subt. + + 1 Oec.-Ad.
1 Geotrupes/15 DD-P.subt. + + 1 Oec.-Ad.	Die DD-P.subt. verbleiben auf dem Geotrupesvertreter
1 Oec.-Ad./15 DD-P.subt. + + 1 Geotrupes	1 Geotrupes/15 DD-P.subt. + + 1 Oec.-Ad.

Anmerkung: Die verwendeten Oec.-Ad. waren stets Jungkäfer

Für *P. austroasiaticus* stellt *Thanatophilus* den wichtigeren Ersatzträger dar. Dies ist sinnvoll, da *O. thoracica* und *Thanatophilus* recht ähnliche Ansprüche an Biochorion und Witterung aufweisen und sich oft genug an Kadavern begegnen. Außerdem erfahren die Deutonymphen-*P. austroasiaticus* auf diesem Hilfsträger keinerlei Konkurrenz durch andere größere phoretische Milben.

Trotz seiner höheren Aufnahmekapazität für Deutonymphen-*P. carabi* im Vergleich zu *O. thoracica* besitzt in meinem Untersuchungsgebiet *Carabus coriaceus* kaum Bedeutung als Hilfstragwirt, da er recht selten vorkommt. *O. thoracica* dagegen ist sehr oft mit ein bis zwei Deutonymphen-*P. carabi* besetzt. Allerdings haben angesichts der vielen Hauptträgerarten und ihrer Wechselbeziehungen hier die Ersatzträger wohl eine geringere praktische Notwendigkeit.

Bei *P. subterraneus* dürfte der Nutzen der Hilfsträger recht gering sein, da nur Cryptavermehrung auftritt, offensichtlich übernehmen bei dieser Milbe die Hauptträger II. Klasse die Rolle der ,,Nothelfer".

III. 3.3.3 Entwicklungsbedingte Änderungen der Hauptträgerattraktivität

Genaue Untersuchungen im Freiland und vor allem im Labor zeigen, daß sich im Laufe der postembryonalen Entwicklung des Hauptträgers seine Anziehungskraft gegenüber den Aufsitzern charakteristisch ändert. Es lassen sich also langfristige, meßbare stadienspezifische (altersspezifische) Schwankungen der Trägerattraktivität beobachten, die man mit Hilfe von intra- und interspezifischen Wahlversuchen zu quantifizieren vermag. Geschlechtsspezifische Attraktivitätsunterschiede kommen bei den betrachteten Silphidae nicht vor.

O. thoracica/P. austroasiaticus: Die anziehende Wirkung von *O. thoracica* gegenüber den Deutonymphen-*P. austroasiaticus* entwickelt sich im Verlauf des Larvenstadiums II. Junge Larven II sind noch frei von Milben, Larven II mittleren Alters werden von einigen besetzt (5–6 DD-*P. austr.),* volle Larvalattraktivität zeigen aber erst die alten Larven II (5–30 DD). Eine gleichgroße Anziehung üben Larven III und Pränymphen aus. Allerdings ziehen frischgehäutete Larven III vorübergehend keine Deutonymphen an, erst etwa nach zwei Stunden erlangen sie ihre volle Attraktivität. Mit der Verpuppung schwindet die spezifische Anziehungskraft weitgehend und steigt dann nach der Imaginalhäutung jäh an. Trotzdem müssen alle Aufsitzer der Präpupae bei den Pupae bleiben, da ihnen das Puparium zum Gefängnis gerät. Die Attraktivität der Jungkäfer liegt signifikant höher als die der Larvalstadien, läßt aber bei normalem Lebensablauf schon ungefähr 12 Tage nach Erreichen der Fortpflanzungsbereitschaft (nach der Kopula) deutlich nach, um bis zum Tod des Käfers weiter abzusinken. Aus den Versuchen geht auch hervor, daß Larven II/Larven III/Präpupae den Hilfsträgern an Attraktivität überlegen sind. Gegenüber den *Oeceoptoma*-Altkäfern werden sie schon einige Zeit nach deren Paarung gleichwertig.

Tabelle 4:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
2 Oec.-Präp. + 15 DD-P.austr. in einem Gefäß mit Erde	Jede Oec.-Präp. ist mit 4-5 DD besetzt, die anderen DD bleiben im Substrat
1 Oec.-Präp. + 1 Oec.-LaIII (oder alte LaII) + 15 DD-P.austr. in einem Gefäß mit Erde	Jedes Oec.-Larvalstadium ist mit 4-5 DD besetzt, die übrigen DD bleiben im Substrat
1 alte Oec.-LaII + 10 DD-P.austr. + 1 frischgehäutete Oec.-LaIII	1 Oec.-LaII/10 DD-P.austr. + + 1 Oec.-LaIII (nach 1/2 h wechselt erste D-P.austr. auf LaIII)
1 alte Oec.-LaII + 15 DD-P.austr. + 1 ältere Oec.-LaIII	1 Oec.-LaII/8 DD-P.austr. + + 1 Oec.-LaIII/7 DD-P.austr.
1 Oec.-Präp. + 1 N.-Ad. + + 20 DD-P.austr.	1 Oec.-Präp./15 DD-P.austr. + +1N.-Ad./5 DD-P.austr.
1 Thanatophilus-Ad./25 DD-P.austr. + 1 Oec.Präp.	1 Thanatophilus-Ad./10 DD- + + 1 Oec.-Präp./15 DD-P.austr.
1 Oec.-LaII/20 DD-P.austr. + + 1 Oec.-Pupa	Kein Deutonymphenwechsel
1 Oec.-Präp./20 DD-P.austr. + + 1 Oec.-Ad./20 DD-P.austr. (vor Reproduktion)	1 Oec.-Ad./40 DD-P.austr. + (Jungkäfer) + 1 Oec.-Präp.
1 Oec.-Präp./25 DD-P.austr. + + 1 Oec.-Ad./20 DD-P.austr. (12 Tage nach Kopula)	Einige DD wechseln vom Oec.-Ad. auf die Oec.-Präp.
1 Oec.-Ad. (Jungkäfer) + + 1 Oec.-Ad./20 DD-P.austr. (12 Tage nach Kopula)	1 Oec.-Ad./20 DD-P.austr. + (Jungkäfer) + 1 Oec.-Ad. (12 Tage nach Kopula)
1 Thanatophilus-Ad./15 DD-P.austr. + 1 Oec.-Ad./30 DD-P.austr. (12 Tage nach Kopula)	Die Besetzung der Tragtiere bleibt unverändert

P. austroasiaticus braucht, um die Kontinuität der Vergesellschaftung zu sichern, das Zusammentreffen einer früh (La II) einsetzenden festeren Bindung an die eine Hauptträgerart mit einer früh (12 Tage nach der Kopula) abklingenden Attraktivität der Altkäfer. Dies gewährleistet den notwendigen Austausch der alten Trägergeneration gegen die neue. Der Wechsel erfolgt in erster Linie indirekt über eine zwischengeschaltete Milbenvermehrung. In der dazu benötigten Zeit haben die *Oeceopto-*

ma-Adulti (weiter) an Attraktivität verloren, so daß die neuen Deutonymphen eher die zahlreicheren *Oeceoptoma*-Larven besetzen. Eine Kontrolle der Puppenwiegen ergibt folgendes Bild (Laborzuchten):

Von 23 untersuchten Puparien waren 2 (<10%) ohne Deutonymphen-*P. austroasiaticus,* 21 (>90%) enthielten welche (meist über 20 DD, einmal 75 DD).

Nicrophorus/P. carabi: Hier liegen die Dinge einfacher als bei *O. thoracica.* Eine klare Besetzung des Hauptträgers durch Deutonymphen erfolgt erst auf dem Pränymphenstadium. Larven I und II bleiben unbesetzt, Larven III werden nur vorübergehend bestiegen. Die Bindung zwischen Deutonymphen-*P. carabi* und *Nicrophorus*-Präpupae ist schwächer als die entsprechende bei *O. thoracica/P. austroasiaticus.* Puppen besitzen keine Anziehungskraft; die der Adulti erweist sich als wesentlich stärker als die der Pränymphen und läßt erst in der letzten Woche vor dem Tod der Totengräber-♂♂ und -♀♀ merklich nach, so daß *Nicrophorus* nach Abschluß der Brutpflege für Wochen weiterhin sowohl voll aktiv als auch voll phoretisch-attraktiv bleibt. Bereits noch nicht ganz ausgefärbte Jungkäfer, die sich noch im Puparium aufhalten, zeigen die maximale Attraktivität.

Nicrophorus/P. subterraneus: Für die phoretische Vergesellschaftung von Deutonymphen-*P. subterraneus* mit *N. humator* bzw. *N. investigator* gilt das gleiche wie oben bei *Nicrophorus/P. carabi,* nur daß die Anziehungskraft der Larven III und v. a. der Präpupae gegenüber *P. subterraneus* größer ist als gegenüber *P. carabi,* so daß mehr Pränymphen stärker besetzt werden. Bei den Hauptträgern II. Klasse *(N. vespillo, N. vespilloides)* sind die innerartlichen stadienspezifischen Attraktivitätsunterschiede gleich denen bei Hauptträgern I. Klasse, nur liegen die jeweiligen Werte meßbar niedriger. Die Wahlversuche zur Hauptträgerattraktivität (Tabelle 5) verdeutlichen diese Tatsache recht anschaulich.

Die Attraktivitätsunterschiede zwischen erwachsenem *Nicrophorus* und seiner Pränymphe, welche zur inäqualen Verteilung der Deutonymphen in der Crypta zugunsten des Käferweibchens führen, kann sich *P. carabi* nur leisten, da alle *Nicrophorus*-Arten Hauptträger sind und die Freßaasvermehrungen der Milbe große Bedeutung haben. *P. subterraneus* benötigt, da nur Cryptavermehrung vor-

Tabelle 5:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
1 N.-♀ + 80 DD-P.carabi + (kurz nach Brutpflege) + 1 N.-♀ (7 Wochen nach Brutpflege)	1 N.-♀/73 DD-P.carabi + (kurz nach Brutpflege) + 1 N.-♀/7 DD-P.carabi (7 Wochen nach Brutpflege)
1 N.inv.-Ad./20 DD-P.carabi / 20 DD-P.subt. + (sehr alt) + 1 N.vespd.-Ad.(jung)	1 N.inv.-Ad./20 DD-P.subt. + + 1 N.vespd.-Ad./20 DD-P.carabi
1 N.inv.-Ad./20 DD-P.subt. + (kurz vor Tod) 1 N.vespd.-Ad.(jung)	Die DD-P.subt. verteilen sich auf beide Käfer
1 N.inv.-Ad.(kurz vor Tod) + + 1 N.hum.(inv.)-Ad.(jung) + + 40 DD-P.subt.	1 N.inv.-Ad.(kurz vor Tod) + + 1 N.hum.(inv.)-Ad./40 DD-P.subt. (jung)
1 N.-♀ (brutpflegend) + La I, La II, La III und Präp. + 90 DD-P.carabi	Alle DD-P.carabi besteigen den N.-Ad.
1 N.-Präp. + 20 DD-P.carabi (in einem Gefäß mit Erde)	1 N.-Präp./2 DD-P.carabi + + 18 DD-P.carabi
2 N.-Präp. + 14 DD-P.carabi (in einem sauberen Fangglas)	Auf jeder N.-Präp. sitzen 4-5 DD, die übrigen DD bleiben "frei"
1 N.-La III + 30 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad. (Jungkäfer)	1 Oec.-Ad./30 DD-P.carabi + + 1 N.-La III
1 N.-Präp. + 12 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad. (Jungkäfer)	1 N.-Präp./8 DD-P.carabi + + 1 Oec.-Ad./4 DD-P.carabi

Tabelle 6:

Extreme Besetzungszahlen bei Nicrophorus:

Freilandbeobachtung:	1 N.inv.-♀/ 660 DD-P.subt. 22 DD-P.carabi 68 DD-P.austr.
Laborzuchten:	1 N.inv.-♀/600 DD-P.carabi
	1 N.inv.-♀/ 450 DD-P.carabi 350 DD-P.subt.
	1 N.vespd.-♀/ 430 DD-P.carabi 2 DD-P.subt.

Wahlversuche zu O.thoracica/P.austroasiaticus:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
1 Oec.-Ad./60 DD-P.austr. + (Jungkäfer) + 1 Oec.-Präp.	1 Oec.-Ad./55 DD-P.austr. + + 1 Oec.-Präp./5 DD-P.austr.
1 Oec.-Ad./70 DD-P.austr. + (Jungkäfer) + 1 N.-Ad.	1 Oec.-Ad./65 DD-P.austr. + + 1 N.-Ad./5 DD-P.austr.

kommt, im Vergleich zu *P. carabi* eine engere Bindung zwischen Deutonymphen und Präpupae. Bei einer Kontrolle der Puparien von Laborzuchten deutet sich dieser Unterschied an:

Bei *N. investigator* waren von 47 Puppenwiegen 24% ohne Milben, 60% nur mit Deutonymphen-*P. subterraneus*, 2% nur mit Deutonymphen-*P. carabi* und 14% mit Deutonymphen beider Arten besetzt (Besetzungszahlen: 1–4 DD-*P. carabi* bzw. 1–15 DD-*P. subt.* im Durchschnitt).

III. 3.3.4 Aktivitätsabhängige Attraktivitätsschwankungen

Die bisher besprochenen Änderungen der Attraktivität sind entwicklungsbedingt und daher längerfristig, sie kennzeichnen jeweils einen bestimmten Reifezustand des Hauptträgers. Davon streng trennen muß man kurzfristige Schwankungen, die Aktivitätsschwankungen des Tragtieres widerspiegeln. Erhöhte Aktivität bedeutet stets ganz unspezifisch Attraktivitätszunahme, herabgesetzte Aktivität Attraktivitätsverlust. Die art- und stadientypische Anziehungskraft kann von der aktivitätsabhängigen modifiziert werden. So besteigen weniger Deutonymphen als eigentlich zu erwarten einen regungslosen Hauptträger, mehr Deutonymphen als zu erwarten einen übermäßig aktiven Hilfsträger.

III. 3.3.5 Attraktivitätsverlust durch Abnahme der Aufnahmefähigkeit

Die Besetzung eines Trägers ist natürlich auch eine Frage der verfügbaren Sitzplätze. Jedes Tragtier hat nur eine bestimmte begrenzte Aufnahmekapazität. Bei adulten Hauptträgern liegen optimale und maximale Besetzung weit auseinander. Allerdings macht sich ein zu starkes Überschreiten des Optimums in einem Attraktivitätsverlust des Trägers bemerkbar, der in Wahlversuchen meßbar ist, weshalb man bei den oben gemachten Präferenzexperimenten auch nie mit zu vielen Deutonymphen arbeiten darf. Bei Berücksichtigung von Körpergröße der Aufsitzer und Körpergröße sowie Körperform des Tragtieres ist die Aufnahmekapazität der *Nicrophorus*-Präpupae für Deutonymphen-*P. carabi* recht gering, die für Deutonymphen-*P. subterraneus* deutlich besser, während die der *O. thoracica*-Pränymphen für Deutonymphen-*P. austroasiaticus* sehr gut ist.

Haben die Aufsitzer keine passende Wahlmöglichkeit zu einem erwachsenen Totengräber kann es in Laborzuchten häufig, seltener im Freiland zu sehr extremen Besetzungszahlen kommen. Während ein Jungkäfer von *O. thoracica* ohne weiteres 100 und mehr Deutonymphen-*P. austroasiaticus* mit sich umherzutragen vermag, erweist er sich in Wahlversuchen bereits bei niedrigeren Zahlen als überoptimal besetzt.

III. 3.3.6 Sitzplatzspezifität der Deutonymphen

Präferenzen der Milben bezüglich des Sitzplatzes auf ihren Trägern sind feststellbar, wobei eigener Platzbedarf und die Möglichkeiten, die das jeweilige Tragtier bietet, die Grenzen abstecken.

P. subterraneus sitzt auf erwachsenen Käfern (N., Oec.) sehr gerne unter den Flügeln, aber auch oft auf der thorakalen Bauchseite (N.) bzw. unter dem Prothorakalschild (Oec.). Auf *Nicrophorus*-Präpupae findet man die Deutonymphen v. a. dorsal und lateral in den intersegmentalen Furchen.

P. austroasiaticus bevorzugt bei *Oeceoptoma*-Adulti sowohl den Raum unter dem Prothorakalschild als auch den unter den Flügeln. *Oeceoptoma*-Larvalstadien bieten unter ihren „Paratergiten" die besten der verfügbaren Aufenthaltsorte. Bei erwachsenen Totengräbern finden sich die Deutonymphen auf der thorakalen Ventral- und Dorsalseite sowie unter den Flügeln.

P. carabi sitzt ebenfalls dorsal oder ventral auf dem Thorax von *Nicrophorus*-Adulti, aber so gut wie nie unter den Flügeln. Ansonsten hängt die aktuelle Platzwahl von Fremdfaktoren ab (Störungen jeglicher Art und Tätigkeiten des Trägers). Läuft der Käfer über das Substrat, begibt sich ein Teil der Deutonymphen von ventral nach dorsal, fliegt er, eilen Milben von den Elytren auf den Prothorakalschild, im hinteren Bereich der Flügeldecken bleiben aber auch welche sitzen. Auf Totengräber-Präpupae vermögen sich die großen Deutonymphen lediglich dorsal festzusetzen.

Bei Überbesetzung müssen in allen Fällen auch die weniger beliebten Aufenthaltsorte in Anspruch genommen werden. In extremen Fällen finden sogar Artgenossen aufeinander Halt.

III. 3.3.7 Schlüsselreize zum Auffinden und Besetzen eines Trägers

Entsprechend der längerfristigen art- und stadienspezifischen Trägerattraktivität auf der einen und der kurzfristigen, unspezifischen aktivitätsabhängigen Attraktivität auf der anderen Seite gibt es auch zwei Signalreize, die den Deutonymphen zum Finden und Besetzen eines Tragwirtes dienen.

Das Auffinden eines Trägers besteht aus den beiden Komponenten „Wahrnehmen aller anwesenden potentiellen Tragtiere in der für ihre Verhältnisse weiteren Umgebung der Milben" und „Erkennen der geeigneten Träger durch nähere Begutachtung der verfügbaren möglichen". Ebenso setzt sich das Besetzen aus zwei Elementen, aus Besteigen und Verbleiben zusammen.

Durch gemeinsame Schlüsselreize sind Auffinden und Besetzen stets eng verknüpft. Dem Wahrnehmen dienen vom Tragtier erzeugte Erschütterungsreize (Bodenerschütterungen und Luftströmungen = S I → aktivitätsabhängige Attraktivität). Gegebenenfalls reicht der Schlüsselreiz I auch aus, das Besteigen zu veranlassen. Er wirkt auf „größere" Entfernung (Fernreiz). Die entsprechenden Rezeptoren der Deutonymphen registrieren die Reizquelle im Abstand einiger Zentimeter und lokalisieren sie auf etwa 1 bis 2 cm. Der zugehörige AAM stellt relativ geringe Ansprüche an die Spezifität der Vibrationsreize, seine Selektivität ist vergleichsweise ungenau (Grobfilter). Zu hohe Reizstärken lösen Flucht aus, zu niedrige bleiben wirkungslos. Entsprechen Intensität und Frequenz der Reize aber auch nur in etwa den Verhältnissen bei der Fortbewegung eines Trägers im/auf dem Substrat, erfolgt eine positive Antwort, d. h. die Milben laufen zur Reizquelle hin. Unterschiede zwischen Hauptträgerstadien, Hilfsträgern und einer Reihe von Nichtträgern entgehen der Auslese des Reizfilters. So nimmt es nicht Wunder, daß auch Attrappenversuche mit diversen Gegenständen (Stricknadel, Pinsel u. a.) bei einigermaßen guter Imitation der Trägervibrationen Erfolg haben. In lockerem Substrat (Freiland) ist die Selektivität weniger genau als auf fester Unterlage, offensichtlich verschleiert die Beschaffenheit des reizleitenden Mediums die Mängel der Nachahmung. Im Normalfall reicht die Selektionsgenauigkeit

bei *P. carabi* oder *P. austroasiaticus* z. B. aus, um langsame, schwerfällige Geotrupen ebensowenig aufzusuchen wie schnelle „leichtfüßige" Staphylinidae (Freßfeinde).

Dem Erkennen dienen sehr spezifische olfaktorische Reize des Trägers(gattungs- bzw. arttypischer Geruch in stadienspezifischer Stärke → art- und stadienspezifische Attraktivität). Die Reizquelle kann hier nur auf eine Entfernung von ungefähr 0,5 cm geortet werden (Nahreiz). Diese Geruchsreize entscheiden auch immer über ein Verbleiben auf einem Tragtier. Die Selektivität des entsprechenden AAM ist vergleichsweise groß (Feinfilter), der Schlüsselreiz II also recht spezifisch. Seine Qualität und seine Stärke werden so genau registriert, daß die Deutonymphen nicht nur Haupt-, Hilfs- und Nichtträger, sondern auch verschiedene Entwicklungsstadien des Hauptträgers (und evtl. des Hilfsträgers) erkennen. Vom Hilfs- zum Hauptträger wird der Geruch adäquater (und stärker?), vom Larvalstadium zum Jungkäfer intensiver, vom schwach besetzten zum überbesetzten Träger schwächer. Als besonders fein erweist sich der Filter bei *P. subterraneus,* wo innerhalb des genusspezifischen Duftes der Totengräber noch arttypische Unterschiede wahrgenommen werden (Hauptträger I. und II. Klasse). Zunahme der Reizspezifität und der Reizstärke führen zu einer positiven Reaktion zunehmender Intensität.

Birgt die geringe Selektivität gegenüber S I die Gefahr einer Fehlbesteigung, wird dies normalerweise durch das Zusammenwirken beider Schlüsselreize vermieden. Die Reaktionen auf die beiden Signale überlagern sich zeitlich. Anhand von Erschütterungen gefundene potentielle Tragtiere werden olfaktorisch als geeignet oder ungeeignet erkannt, bevor die Deutonymphen sie besteigen oder auch nicht.

Zusammenwirken von S I und S II bei erhöhtem Phoresietrieb

P. carabi: Bei zunehmender Triebstärke suchen die Deutonymphen zunächst nur häufiger inadäquate Objekte auf, ohne diese aber zu besteigen. Nimmt die innere Handlungsbereitschaft weiter zu, kommt es zu zeitlich getrennten Reaktionen auf die zwei Signalreize. S I löst Aufsuchen und Besteigen der Reizquelle aus. Dann erst findet die olfaktorische Eignungsprüfung statt, die Verlassen oder Verbleiben auf der Reizquelle zur Folge hat. Fehlbesteigungen treten zunehmend auf. An dieser Stelle lassen sich sehr gut die Wertigkeiten der beiden Schlüsselreize einander gegenüberstellen. S II vermag zu jeder Zeit allein und unabhängig von der Triebstärke das Besetzen auszulösen. S I bleibt dabei ohne entscheidenden Einfluß, denn auch ruhende Objekte (inaktive Träger, Trägerteile, Geruchsattrappen) werden so lange besetzt, wie die Geruchswirkung anhält. Für das Finden eines Tragtieres aber erweisen sich Geruchsreize allein eingedenk der beschränkten Reichweite entsprechender Rezeptoren als weniger effektiv.

Der Schlüsselreiz I arbeitet auch unabhängig (deutlich bei erhöhter Motivation), trägt viel zum Ausmachen aber weniger zum Erkennen eines Trägers bei, kann also eine Besetzung bestenfalls einleiten (→Besteigen). Ungeeignete Objekte werden wieder verlassen, wobei Zeichen von Trieberschöpfung zu bemerken sind. Nimmt die Motivation noch mehr zu, dauert es zunehmend länger, ehe die Deutonymphen von einem inadäquaten Tragtier herablaufen. Nur in ganz extremen Notfällen, wenn ein Träger sehr lange ausbleibt, besetzen die Milben u. U. auch Nichtträger (zerstörte Freßäser!).

P. austroasiaticus: Hier filtert der S I-AAM von vorneherein selektiver. Bei normaler Triebstärke haben Attrappenversuche kaum Erfolg. Eine trägerfreie Haltung steigert die phoretische Stimmung langsamer als bei *P. carabi.*

P. subterraneus: Der ursprünglich sehr selektive S II-AAM reagiert bei zunehmendem Phoresietrieb eher auf inadäquate Reize als bei den beiden anderen *Poecilochirus*-Arten, so daß Fehlbesteigungen recht bald auftreten.

Am Zusammenwirken der beiden Signalreize läßt sich auch das Reizsummenphänomen aufzeigen. Je inaktiver geruchsarme Tiere sind, um so unbeachteter bleiben sie, je aktiver sich geruchsstarke Tiere verhalten, um so eher, schneller und dauerhafter werden sie besetzt.

Die Wirkungen der zwei Schlüsselreize addieren sich in wichtigen Situationen:

a) Junge Käfer sind als Hauptträger besonders geeignet. Sie besitzen einen starken Geruch (S II) und zeigen meist gleichzeitig hohe Aktivität (S I).

b) Ein starker Schlüsselreiz vermag aber auch die geringe Wirksamkeit des schwachen anderen auszugleichen. S II verhindert, daß eine kurzzeitige Inaktivität eines Hauptträgers dazu führt, daß er verlassen oder gegen einen Hilfsträger ausgetauscht wird. Inaktive Tragtiere können so nicht mit toten verwechselt werden. Der unspezifischere S I verstärkt die Anziehungskraft bestimmter Larvalstadien, deren S II ja geringer als bei Adulti ist. Ebenso können Hilfsträger ihren untypischeren Geruch etwas über S I ausgleichen. Auch das Zusammentreffen eines schwachen S I mit einem abgeschwächten S II kann nützlich sein. Bei alten Käfern (früh bei *O. thoracica,* spät bei *Nicrophorus)* kommt i. d. R. beides zusammen. Sie sind daher doppelt attraktivitätsgemindert, was ganz im Sinne der Aufsitzer ist, denn mit diesen Tragwirten ist kein Überwintern möglich.

Desweiteren erweisen sich zwei Signalreize anstatt einem allein als günstig in Konfliktsituationen:

a) Heftige Erschütterungen bei der Flucht oder der Paarung des Trägers, bei intraspezifischen Kämpfen und der Grabtätigkeit der Totengräber könnten viele Deutonymphen zum Verlassen des Tragwirtes bringen, würde S II dies nicht verhindern. Schüttelt man beispielsweise einen adulten *Nicrophorus,* der sowohl mit Deutonymphen von *P. carabi* (→ Hauptträger) als auch von *P. austroasiaticus* (→ Hilfsträger) besetzt ist, so verharren erstere auf ihm, letztere geben den Halt an ihm auf. Hätte man anstelle des Totengräbers einen *Oeceoptoma*-Jungkäfer gehabt, wäre das Ergebnis entsprechend umgekehrt gewesen.
b) Beim kommensalistischen Freßverhalten der Deutonymphen auf einem Käfer besteht ein Konflikt zwischen Phoresie- und Freßtrieb. Ausfall von S I (inaktiver Träger) aber auch rhythmische Erschütterungen (→ Freßbewegungen des Trägers) erlauben bzw. veranlassen die Nahrungsaufnahme der Milben. Dabei verbleiben sie aber im Duftbereich ihres Tragtieres (S II). Sowie arhythmische Erschütterungen auftreten, geben sie dem Phoresietrieb nach und besetzen den Käfer wieder.

Experimenteller Nachweis der Schlüsselreize

Die Freiland- bzw. Laborbeobachtungen, daß langfristig inattraktive Objekte wie Nichtträger oder Hauptträger-Pupae bei starker Aktivität immer wieder kurzfristig das volle Interesse der Deutonymphen finden, daß voll-attraktive Hauptträger bei völliger Inaktivität an Anziehungskraft verlieren, zeigen sehr schön die Wirkung der Erschütterungsreize als phoretischen Schlüsselreiz. Attrappenversuche belegen diese Feststellung (s. Abb. 7b, c):

a) Erzeugt man mit einer geruchslosen Stricknadelspitze deutliche Luftströmungen unter Annäherung an phoretisch reaktionsbereitere Deutonymphen (v. a. *P. carabi),* so steigen bei einer gewissen Reizstärke die Tiere aufeinander, ihr Haufen wächst in Richtung auf die Reizquelle, und sobald es möglich ist, besteigen sie die Attrappe, wo sie so lange bleiben, bis sie das Fehlen des Trägergeruches registrieren.

Tabelle 7:

Ausgangssituation	Versuchsergebnis
Frische Körperfragmente eines Hauptträgers (Kopf, Beine, Rumpf) + + zugehörige DD-P.spec.	Die DD-P.spec. besetzen die eben abgetrennten Körperteile ihres Hauptträgers. Nach ca. 9h haben diese ihre Attraktivität verloren.
1 Kontrollknäuel aus geruchsfreiem Stoff + 1 Duftknäuel, dessen Stoff längere Zeit einen N.-Ad. umhüllte + 200 DD-P.carabi	1 Kontrollknäuel/34 DD-P.carabi + + 1 Duftknäuel/120 DD-P.carabi
1 Kontrollknäuel (geruchsloser Stoff) + Duftknäuel (Kontakt mit Oec.-Ad.) + 50 DD-P.austr.	1 Kontrollknäuel/3 DD-P.austr. + 1 Duftknäuel/40 DD-P.austr.
2h nach der Häutung:	
1 Oec.-LaII-Exuvie + 1 Oec.-LaIII + 15 DD-P.austr.	1 Oec.-LaII-Exuvie/8 DD-P.austr. + 1 Oec.-LaIII/7 DD-P.austr.
4h nach der Häutung:	
1 Oec.-LaII-Exuvie + 1 Oec.-LaIII + 15 DD-P.austr.	Alle DD-P.austr. besetzen die eine Oec.-LaIII

b) Erzeugt man mit einer geruchslosen Stricknadelspitze auf einer festen Unterlage mit „schwärmenden" Deutonymphen adäquate Vibrationen, so laufen die Milben zur Reizquelle, eine vorübergehende Besteigung setzt indes noch eine erhöhte phoretische Motivation voraus.

Daß daneben auch noch ein zweiter Signalreiz wirkt, der chemischer Natur ist, beweisen einfache Wahlversuche.

Ebenso leicht läßt sich nachweisen, daß es sich bei diesem Schlüsselreiz II um einen chemischen Fernreiz (Geruch!) und nicht um einen Kontaktreiz (Geschmack!) handelt:

a) Nähert man vorsichtig und langsam (keine merkbare Luftströmung!) eine Stricknadelspitze oder besser die trokkene Spitze eines Pinsels, die vorher intensiven Kontakt mit dem Körper eines Hauptträgers hatten, einer Gruppe phoretischer Deutonymphen, so kommt es bei einem Abstand von etwa 0,5 cm zu einer heftigen Reaktion der Milben. Sie steigen aufeinander und besetzen wenn möglich die Geruchsattrappe. Eine genauso vorsichtige Annäherung eines duftlosen Objekts veranlaßt selbst bei hoch-phoretischen Tieren kein Besteigen (s. Abb. 7b).
b) Hält man eine entsprechende Duftattrappe ruhig in einem Abstand von 5 mm über eine Bodenfläche mit gleichmäßig verteilten Deutonymphen, so sammeln sich diese mit der Zeit unterhalb der Reizquelle und bleiben, solange die olfaktorische Wirkung anhält (s. Abb. 7c).
c) Entfernt man nach vorheriger Annäherung an eine Deutonymphenschar bis auf 3–4 mm eine Geruchsattrappe wieder vorsichtig und langsam, so folgen die Milben dem Käfergeruch. Ohne einen spezifischen Trägerduft besitzen die schwachen Luftströmungen alleine keine Signalfunktion (s. Abb. 7d).
d) Auf der Grundfläche eines zylindrischen Kastenkäfigs sitzt ein erwachsener *N. humator.* Der Käfig (Volumen = 79,5 cm^3, Grundfläche = 15 cm^2) ist lichtdicht und nur an der unteren Deckfläche perforiert (Porendurchmesser = 2,5 mm). Diese Siebplatte wird mit einer doppelten Lage dichter Perlongaze straff überspannt, so daß es keinen Zugang zum Käfer gibt, und auch kein unmittelbarer Kontakt mit ihm möglich ist. Lediglich olfaktorisch kann der Träger wahrgenommen werden. Nun hängt man den Käfig über den Deckel einer Milbenzuchtschale, der auf seiner Außenseite mit etwa 300 Deutonymphen-*P. carabi* besetzt ist. Der Abstand zur Porenplatte beträgt 3 mm, zum Käfer etwa 5–6 mm. Damit der Signalreiz I ausgeschaltet bleibt, muß der Käfig ganz ruhig hängen. Er hat so schwer zu sein, daß ihn Bewegungen des Totengräbers nicht in Schwingungen versetzen. Einzelne Deutonymphen, die ungerichtet und zufällig unter der Porenplatte weglaufen, verharren, „wittern" mit den Tarsi I und steigen auf den Käfig. Bei völliger Dunkelheit läßt man nun im Verlauf einiger Stunden die Milbenfluktuation zwischen Käfig und Zuchtgefäßdeckel in ein dynamisches Gleichgewicht kommen. Nach 4 bis 5 Stunden sitzen etwa 230 Milben ständig auf dem Käfig. 30 davon verteilen sich gleichmäßig auf Seitenflächen, Deckelfläche und Aufhängung. 200 bilden eine geschlossene Traube auf der Perlongaze der Bodenfläche. Dieser Haufen hat eine Höhe von nahezu 3 mm, füllt also den Zwischenraum zum Zuchtgefäßdeckel praktisch aus in der Vertikalen. Die peripheren Tiere der Traube sitzen zwar noch im wirksamen Duftbereich des Trägers, haben aber nur Halt an ihresgleichen. Die Deutonymphentraube nimmt auf der Außenseite der Trennwand etwa die gleiche Fläche ein, die auf der Innenseite *N. humator* als Sitzfläche beansprucht, ca. 30% der Gesamtfläche. Dreht sich der Käfer in der Horizontalen, verschiebt sich auch die Milbentraube gleichgerichtet. Strahlt man nun mittels zweier seitlicher Lampen senkrecht zum Käfig Licht ein und macht so den Raum zwischen Käfigboden und Zuchtgefäßdeckel zu einem ungünstigen Aufenthaltsort, so ändert sich am Verhalten der Tiere in der Traube qualitativ und quantitativ nichts. In den übrigen von *P. carabi* besetzten Bereichen des Käfigs indes suchen die anderen Deutonymphen (30) Schattenräume auf (s. Abb. 8).

Träger der Geruchsrezeptoren (blunt peg-sensillae) sind bei allen Entwicklungsstadien die Tarsi I (vgl. Rapp 1959, Coons and Axtell 1973, Korn 1982a). Mit ihrer Hilfe werden nicht nur nahezu alle intraspezifischen Beziehungen geregelt (Korn 1982b, c), sondern auch die interspezifischen. Ohne die Geruchsrezeptoren (Amputation) kann die Eignung eines Tragtieres nicht erkannt werden, eine Vergesellschaftung kommt nicht zustande. Die Leistungsfähigkeit der entsprechenden Sensillen erweist sich bei den drei *Poecilochirus*-Arten als etwa gleich.

Hat man die Deutonymphen ihrer Tarsi I beraubt, ist aber auch schon die Wahrnehmung der Träger gestört. Erschütterungen werden zwar registriert aber atypisch beantwortet. So bleiben Reizstärken, die bei unverletzten Tieren Flucht auslösen, von amputierten Deutonymphen unbeantwortet.

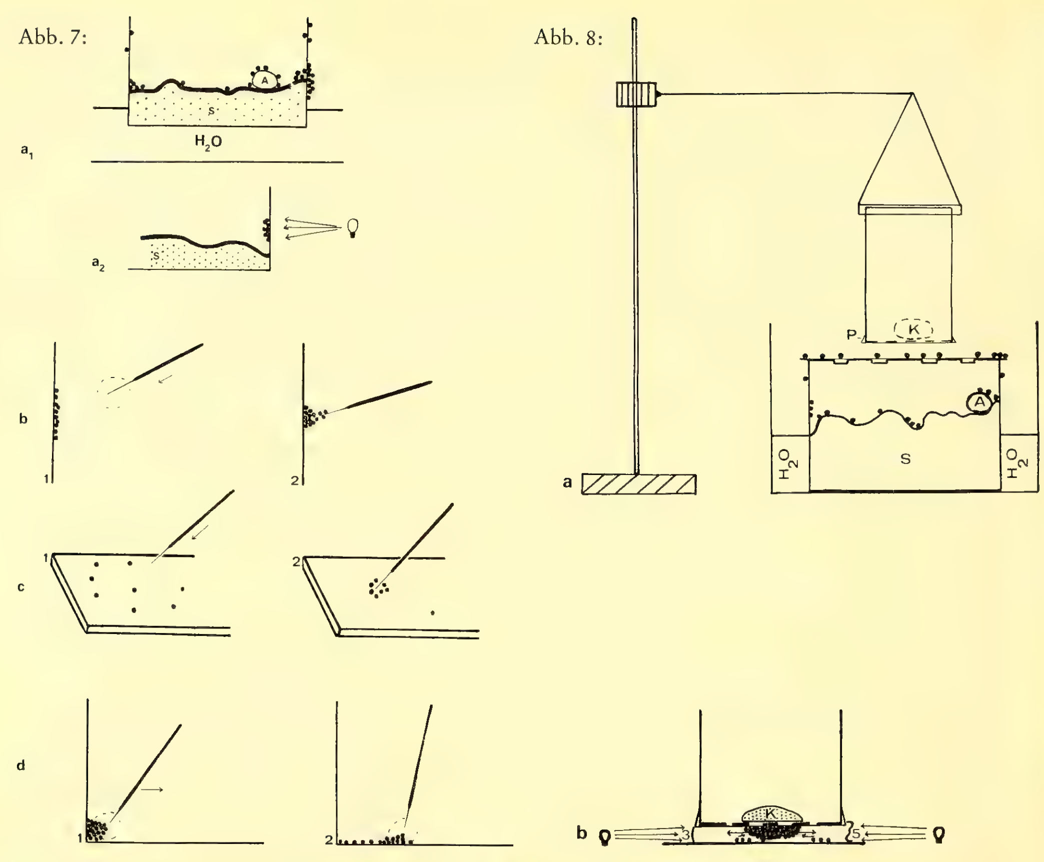


Abb. 7: Zum Vergesellschaftungsverhalten der Deutonymphen:

a_1, a_2: Scharungsverhalten (A ... Aas; S ... Substrat; ● ... Symbol für Deutonymphe; a_1 = ungleichmäßige Verteilung der DD; a_2 = Scharung im Zentrum des einfallenden Lichtes).

b, c, d: Versuche zu den Schlüsselreizen I und II

Abb. 8: Versuch zu Schlüsselreiz II: s. Text (●, A, S ... vgl. Abb. 7; K ... Käfer, P ... Perlongaze, 3, 5 ... 3 bzw. 5 mm).

III. 3.3.8 Zur ökologischen Einnischung der drei *Poecilochirus*-Arten

P. carabi und *P. austroasiaticus* findet man im Freiland nur selten in gemischten Populationen. Dies ist auch notwendig, denn beide unterscheiden sich wenig in der Größe, sind in starkem Maße Nahrungskonkurrenten und stellen auch sonst recht ähnliche Ansprüche an ihre Umwelt. Sie besetzen i. d. R. aber dadurch verschiedene ökologische Nischen, daß sie verschiedene Hauptträger besitzen und deren unterschiedlicher ökologischer Einnischung zuteil werden.

P. subterraneus und *P. austroasiaticus* erweisen sich auf dem gleichen Träger als ausgeprägte Sitzplatzkonkurrenten, treffen normalerweise aber nicht aufeinander (verschiedene Hauptträger, unterschiedliche Reproduktionsmodi).

P. carabi und *P. subterraneus* bilden in Crypten von *N. humator* oder *N. investigator* regelmäßig gemischte Populationen. Auf dem Hauptträger gehen sie einander durch verschiedene Sitzplatzpräferenzen aus dem Wege. Außerdem nutzt *P. carabi* alle *Nicrophorus*-Arten in gleicher Weise, während *P. subterraneus* sich auf bestimmte beschränkt. Kommt bei *P. carabi* sowohl Freßaas- als auch Cryptavermehrung vor, ist *P. subterraneus* allein auf letztere angewiesen.

Literatur

BELOZEROV, V. N. 1957: Some Data on the Biology and Anatomy of the Mite *Poecilochirus necrophori* Vitzt. – Zool. Journal, Moskau, **XXXVI/12**: 1802–1813

COONS, L. B. und R. C. AXTELL 1973: Sinnesborsten auf den Tarsen des 1. Beinpaares und der Palpen von *Macrocheles muscaedomesticae*. – Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus, **66**: 539–544

COSTA, M. 1969: The Association between Mesostigmatic Mites and Coprid Beetles. – Acarologia, Abbeville-Paris, **11**: 411–428

EIBL-EIBESFELDT, I. 1972: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung, München

FAASCH, H. 1967: Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. – Zool. Jb. Syst., Jena, **94**: 521–608

FARISH, J. D. and AXTELL, R. C. 1966: Sensory Functions of the Palps and First Tarsi of *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae), a Predator of the House Fly. – Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus, **59**: 165–170

HEYMONS, R. und VON LENGERKEN, H. 1930/31: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. VII. *Oeceoptoma thoracica* L. – Zeitschrift f. wiss. Biologie, Morphologie, Berlin, **20**: 691–706

KORN, W. 1981: Nekrophage Silphiden des Coburger Landes (Coleoptera, Silphidae). – Jb. Cob. Ld. Stiftung, Coburg, **26**: 237–248

— — 1982a: Zur Eidonomie der *Poecilochirus*-Arten *P. carabi* G. u. R. Canestrini (= *P. necrophori* Vitzthum), *P. austroasiaticus* Vitzthum und *P. subterraneus* Müller (Gamasida, Acari). – Zool. Jb. Anat., Jena, **108**: 145–224

— — 1982b: Zur Postembryonalen Entwicklung der *Poecilochirus*-Arten *P. carabi* G. u. R. Canestrini 1882 und *P. austroasiaticus* Vitzthum 1930 (Acari, Mesostigmata). – Jb. Cob. Ld. Stiftung, Coburg, **27**: 245–272

KORN, W. 1982 c: Zur Fortpflanzung von *Poecilochirus carabi* G. u. R. Canestrini 1882 (syn. *P. necrophori* Vitzthum) und *P. austroasiaticus* Vitzthum 1930 (Gamasina, Eugamasidae). – SPIXIANA, München, **5**: 261–288

KRANTZ, G. W. and MELLOT, J. L. 1972: Studies on Phoretic Specifity in *Macrocheles mycotrupetes* and *M. peltotrupetes* Krantz and Mellot (Acari: Macrochelidae) Associates of Geotrupine Scarabaeidae. – Acarologia, Abbeville-Paris, **14**: 317–344

KROMBEIN, K. V. 1961: Some Symbiotic Reltions between Saproglyphid Mites and Solitary Vespid Wasps. – Journal of the Washington Academy of Sciences, Menasha (Wisconsin), **51**: 89–92

LIPPERER, E. 1951: Die Milben der Necrophorusarten. – Zulassungsarbeit zum Staatsexamen, Erlangen

MATTHES, D. 1978: Tiersymbiosen und ähnliche Vergesellschaftungen – Grundbegriffe der modernen Biologie **14**, Stuttgart

NAEGELE, J. A. (Editor) 1963: Advances in Acarology Vol. **I**, Ithaca, New York

NEUMANN, K. W. 1943: Die Lebensgeschichte der Käfermilbe *Poecilochirus necrophori* Vitzt. nebst Beschreibung aller Entwicklungsstufen. – Zool. Anzeiger, Leipzig, **142**: 1–21

OSCHE, G. 1962: Ökologie des Parasitismus und der Symbiose. – Fortschritte der Zoologie, Stuttgart, **15**: 125–158

PUKOWSKI, E. 1933: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus*. – Zeitschrift f. wiss. Biologie, Morphologie, Berlin, **27**: 518–586

RAPP, A. 1959: Zur Biologie und Ethologie der Käfermilbe *Parasitus coleoptratorum* L. – Zool. Jb. Anat., Jena, **86**: 303–366

SAMSINAK, K. 1970: Die auf *Blaps* (Col., Tenebrionidae) lebenden Milben der Gattung *Canestrinia* Berlese 1881 (Acari). – Entomologische Mitteilungen a. d. Zool. Museum Hamburg, Hamburg, **4/68**: 71–78

SCHALLER, F. 1960: Das Phoresie-Phänomen vergleichend-ethologisch gesehen. – Forschungen und Fortschritte, Berlin, **34/1**: 1–7

SPRINGETT, B. P. 1968: Aspects of the Relationship between Burying Beetles, *Necrophorus* spp. and the Mite, *Poecilochirus necrophori* Vitzt. – J. Anim. Ecol., Oxford, **37**: 417–424

STARR, M. P. 1975: A Generalized Scheme for Classifying Organismic Associations. – Symp. Soc. Exp. Biol., Englefield, **29**: 1–20

Anschrift des Verfassers:
Dr. Werner Korn, Naturmuseum Coburg,
Park 6, D-8630 Coburg